

Berichte  
aus dem  
Institut für Meereskunde

an der  
Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr. 122  
1984

FREILANDUNTERSUCHUNGEN ZUR SEKUNDÄRPRODUKTION UND RESPIRATION  
BENTHISCHER GEMEINSCHAFTEN IM WATTENMEER DER NORDSEE

HARALD ASMUS

DOI 10.3289/FM\_BER\_122

Biologische Anstalt Helgoland  
Litoralstation  
D-2282 List / Sylt  
BRD

ISSN 0341-8561

## ABSTRACT

Respiration and production of macrofauna was investigated in three sandy intertidal associations of the "Königshafen" at the island of Sylt. Energy flow is estimated and the role of macrofauna in the community is described. Investigations are based on production measurements and bell jar experiments throughout 1980.

- (1) Community structure of macrofauna is characterized by the strong dominance of Hydrobia ulvae. Because of these mud snails, there is a predominance of small sized grazers/deposit feeders.
- (2) The remaining macrofauna species belong to different trophic levels. The investigated area is a euphotic shallow water region with high density of benthic diatoms. Due to this food availability and to the fact that the dominant macrofauna species prefer diatoms as food, the energy flow through the benthic communities is mainly characterized as grazing food chain based on benthic primary production, which is produced in the community and is not imported from outside.
- (3) Annual secondary production of macrofauna at a seaward flat characterized by the lugworm Arenicola marina is  $50 \text{ g afdw m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , which is similar to the production of an adjacent seagrass-bed ( $48 \text{ g afdw m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). In a landward Nereis-Corophium-belt production is considerably less ( $17 \text{ g afdw m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). Differences are attributed to limited feeding time caused by a much shorter inundation period.
- (4) Secondary production of all three communities is particularly high in spring, whereas in summer and autumn production is low. It could be shown, that Hydrobia ulvae dissipates the main part of assimilated energy by increased metabolic turnover during the warmer seasons. In spring, however, energy losses are lower and food supply is rich and thus assimilated energy can be used for production with high efficiency. Hydrobia ulvae shows a parabolic type of growth, which defines the seasonal course of production of this species and therefore of the investigated communities.
- (5) At the Arenicola-flat benthic primary production is used with an efficiency of 29 %, in the seagrass-bed with 14 % and at the Nereis-Corophium-belt with 8 %. Primary production of these communities is sufficient to provide enough food for the macrofauna.

(6) Considering differential duration of submersion, annual oxygen demand amounts to  $180 \text{ l m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the Arenicola-flat,  $540 \text{ l m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the seagrass-bed and  $130 \text{ l m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the Nereis-Corophium-belt. The main part of this demand is taken up by macrofauna. At the Arenicola-flat 84 % of total respiration is attributed to macrofauna. At the Nereis-Corophium-belt the share of macrofauna respiration varies between 9 and 68 %. At the seagrass-bed only 20 % of total respiration is used in macrofauna respiration.

(7) Energy flow through the macrofauna community amounts to  $69 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the Arenicola-flat,  $85 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the seagrass-bed and  $35 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  at the Nereis-Corophium-belt. Considering the entire tidal flat area of the "Königshafen" ( $3.8 \text{ km}^2$ ), 83 tons  $\text{C a}^{-1}$  are assimilated by macrofauna on the Arenicola-flat (95 % of total area). At the seagrass-bed (8 % of total area) 17 tons  $\text{C a}^{-1}$  are assimilated by macrofauna and at the Nereis-Corophium-belt (9 % of total area) 8 tons  $\text{C a}^{-1}$ .

Macrofauna, especially the dominant species Hydrobia ulvae, represents the direct link between benthic primary production and the consumers of higher trophic levels. The mutual effect between benthic producers and benthic consumers is very intensive because of the narrow spatial coexistence. In spite of a high feeding activity during summer, food supply by benthic diatoms is sufficient to maintain a high production of macrofauna.

## ZUSAMMENFASSUNG

In drei Assoziationen im Watt des Königshafens vor der Insel Sylt ( Nereis-Corophium-Zone, Seegras-Gemeinschaft, Arenicola-Gemeinschaft) werden Produktion und Respiration der Makrofauna untersucht: der Energiefluß wird berechnet und die Rolle der Makrofauna in der Gemeinschaft beschrieben. Die Untersuchungen gründen sich auf Produktionsmessungen und auf " Bell jar"-Experimente im Verlauf des Jahres 1980.

- (1) Die Siedlungsstruktur der Makrofauna wird in den untersuchten Gemeinschaften durch die deutliche Dominanz von Hydrobia ulvae geprägt. Damit ist ein Überwiegen von Weidegängern/Substratfressern von geringer Körpergröße verbunden.
- (2) Die übrigen Arten der Makrofauna gehören verschiedenen trophischen Stufen an. Auf Grund des Nahrungsangebots im Untersuchungsgebiet, einer euphotischen Flachwasserzone mit hoher Diatomeendichte, und der Bevorzugung von Diatomeennahrung durch die dominante Art wird der Energiefluß durch die Gemeinschaften in erster Linie durch eine grazing-Nahrungskette geprägt, die sich auf die benthische Primärproduktion gründet, die in der Gemeinschaft selbst erzeugt und nicht von außen eingetragen wird.
- (3) Die Jahresproduktion der Makrofauna ist im Arenicola-Watt mit  $50 \text{ g afdw m}^{-2}$  und in der Seegras-Gemeinschaft mit  $48 \text{ g m}^{-2}$  gleich hoch. Nur rund ein Drittel der Produktion dieser beiden Gebiete wird in der Nereis-Corophium-Zone erreicht ( $17 \text{ g m}^{-2}$ ). Die Unterschiede sind durch die verschiedenen Möglichkeiten der Nutzung des Nahrungsangebots je nach Länge der Bedeckungszeit bedingt.
- (4) In allen drei Gemeinschaften ist die Sekundärproduktion der Makrofauna besonders im Frühjahr erhöht und im

Sommer und Herbst sehr niedrig. An Hydrobia ulvae konnte dabei gezeigt werden, daß in der wärmeren Jahreszeit das Maximum der assimilierten Energie durch den erhöhten Stoffwechselumsatz wieder verloren geht, während im Frühjahr bei einem reichen Nahrungsangebot und niedrigen Temperaturen geringere Energieverluste auftreten, so daß die assimilierte Energie in hohem Maße für die Produktion genutzt wird. Anhand verschiedener Wachstumscharakteristika konnte für Hydrobia ulvae ein parabolisches Wachstum nachgewiesen werden, das den saisonalen Verlauf der Produktion dieser Art und damit der untersuchten Gemeinschaft bestimmt.

- (5) Im Arenicola-Watt wird die benthische Primärproduktion mit einem Wirkungsgrad von 29 %, im Seegras-Watt von 14 % und in der Nereis-Corophium-Zone von 8 % genutzt. In diesen Gemeinschaften ist die Primärproduktion hoch genug, um die Ernährung der Makrofauna zu gewährleisten.
- (6) Der jährliche Bedarf an Sauerstoff beträgt unter Berücksichtigung der Bedeckungszeit im Arenicola-Watt  $180 \text{ l m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ , im Seegras-Watt  $540 \text{ l m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$  und in der Nereis-Corophium-Zone  $130 \text{ l m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ . Von diesem Umsatz wird der größte Teil von der Makrofauna eingenommen. Im Arenicola-Watt gehen im Mittel etwa 84% der gemessenen Gesamtatmung in die Makrofaunarespiration. In der Nereis-Corophium-Zone schwanken die Anteile stark zwischen 9 und 68% und im Seegras-Watt wird im Mittel nur ein Anteil der Makrofaunaatmung von etwa 20% an der Gesamtrespiration gefunden.
- (7) Die Assimilationsrate als Maß für den Energiefluß durch die Makrofaunagemeinschaft beträgt im Arenicola-Watt  $69 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ , im Seegras-Watt  $85 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  und in der Nereis-Corophium-Zone  $35 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ . Bezogen auf das gesamte Gebiet des Königshafens werden im Arenicola-Watt (95% der Fläche) 83 to C pro Jahr, in der Seegras-Gemeinschaft

(8% der Fläche) 17 to C und in der Nereis-Corophium-Zone (9% der Fläche) 8 to C pro Jahr durch die Makrofauna assimiliert.

Bereits durch die Ernährungsweise der dominanten Arten der Makrofauna ist eine starke Abhängigkeit von der benthischen Primärproduktion zu erkennen. Die Makrofauna stellt mit der dominanten Art Hydrobia ulvae das direkte Verbindungsglied zwischen der benthischen Primärproduktion und den Konsumenten der höheren trophischen Niveaus her. Die Wechselwirkung zwischen benthischen Produzenten und benthischen Konsumenten sind durch die enge räumliche Verzahnung sehr intensiv. Trotz hoher Freß-Aktivität der Makrofauna während der Sommermonate ist das Nahrungsangebot ausreichend, um eine hohe Jahresproduktion der Makrofauna zu erreichen.

Danksagungen :

All denen möchte ich danken, die diese Arbeit durch ihre Hilfe, Ratschläge und Anregungen unterstützt haben.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. H. Theede und Herrn Dr. K. Reise sowie den Wissenschaftlern und Mitarbeitern der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland.

## I N H A L T

Einleitung	1
Material und Methoden	4
I. Feldmessungen	4
II. Entnahme und Bearbeitung der Bodenfauna	5
III. Produktionsmessungen	7
IV. Respirationmessungen im Labor	7
V. Auswertungsmethoden , Berechnungen und statistische Tests	8
Struktur und Funktion des Ökosystems	9
I. Das Untersuchungsgebiet	9
II. Physikalische und chemische Umweltfaktoren	12
III. Struktur des Ökosystems	19
1. Allgemeines zur Struktur des Ökosystems	19
2. Struktur der untersuchten Gemeinschaften	25
2.1 Artenspektrum und Ähnlichkeit der Gemeinschaften an den Untersuchungsstandorten	25
2.2 Trophische Struktur der untersuchten Assoziationen	34
2.3 Größenspektrum, Populationsdichten und Biomasse	39
2.4 Dominanz und Diversität	45
IV. Funktion des Ökosystems	50
1. Das Arenicola-Watt	50
1.1 Sekundärproduktion	50
1.2 Respiration	54
1.3 Energiefluß durch die Makrofauna	58
2. Das Seegrass-Watt	59
2.1 Sekundärproduktion	59
2.2 Respiration	62
2.3 Energiefluß durch die Makrofauna	64
3. Die Nereis-Corophium- Zone	67
3.1 Sekundärproduktion	67
3.2 Respiration	68
3.3 Energiefluß durch die Makrofauna	71
V. Produktion und Respiration dominanter Makrofaunapopulationen	74
1. Hydrobia ulvae	74
1.1 Altersverteilung	75

1.2 Individuelles Wachstum	78
a. Wachstumsrate	80
b. Spezifische Wachstumsrate	83
c. Verhältnis der spezifischen Wachstumsrate zum Energieverlust	85
d. Energieverlust	86
1.3 Populationswachstum	90
a. Bestandsveränderungen	90
b. Wachstumstyp und spezifische Wachstumsrate	94
c. Vermehrungsrate	95
d. Sterblichkeitsrate	96
e. Nettofortpflanzungsrate	98
1.4 Produktion	99
1.5 Respiration	102
1.6 Energiefluß	109
2. <i>Macoma balthica</i>	113
2.1 Individuelles Wachstum	113
2.2 Populationswachstum	114
2.3 Produktion	118
2.4 Respiration	122
3. <i>Arenicola marina</i>	124
3.1 Individuelles Wachstum	124
3.2 Populationswachstum	127
3.3 Produktion	129
3.4 Respiration	133
4. <i>Scoloplos armiger</i>	135
4.1 Individuelles Wachstum	135
4.2 Populationswachstum	137
4.3 Produktion	137
4.4 Respiration	140
Diskussion	
I. Trophische Struktur	141
II. Vergleich der drei Gemeinschaften	147
1. Produktion	147
2. Sauerstoffverbrauch	152



III. Produktion und Respiration einzelner Arten der Makrofauna	157
Literatur	164

## EINLEITUNG

Die makrobenthischen Lebensgemeinschaften des Wattenmeeres sind im Hinblick auf ihre Struktur sehr gut bekannt (CASPER, 1948; HAGMEIER und KÄNDLER, 1927; KÖNIG, 1943; LINKE, 1939,). Besonders im Königshafen sind grundlegende Arbeiten über die Artenzusammensetzung der Makrofaunagemeinschaften entstanden (WOHLENBERG, 1937). Die Makrofauna stellt durch ihre hohe Biomasse eine wichtige Komponente im Ökosystem " Watt " dar (BEUKEMA, 1976).

Sie bildet ein wichtiges Verbindungsglied zwischen Primärproduzenten und Konsumenten höherer Ordnung, deren große Anzahl (Vögel, Fische und räuberische Wirbellose) ein typisches Merkmal der Wattgebiete ist. Die Makrofauna muß daher eine hohe Produktionsleistung erbringen, um bei dem starken Wegfraß durch Räuber noch Biomassewerte zu erhalten, wie sie im Watt gefunden werden.

Messungen der Sekundärproduktion in verschiedenen Gezeitengebieten der Nordsee haben auch Werte erbracht, die in der Regel weit über denen sublitoraler Gebiete liegen (BEUKEMA, 1981; WARWICK v PRICE, 1975; WOLFF v DE WOLF, 1977).

Trotz genauer Strukturuntersuchungen der Makrofauna im deutschen Teil des Wattenmeeres, fehlen bisher Untersuchungen zur Sekundärproduktion dieser Gebiete.

Zur Charakterisierung der Funktion der Makrofauna im Ökosystem ist die Bestimmung der Sekundärproduktion nicht ausreichend. Besser ist die Erfassung des Energieflusses, der auf die Gemeinschaft übertragen nicht nur erkennen läßt, wieviel der eingestrahnten Sonnenenergie die Makrofauna über die Nahrung erreicht und wieviel von dieser Energie an höhere trophische Niveaus weitergegeben wird, sondern auch zeigt, in welchem Verhältnis die durch die Makrofauna fließende Energie zum Energiefluß durch niedrigere trophische Stufen (Primärproduktion) steht.

Der Energiefluß durch die Makrofauna läßt sich nicht direkt messen, während die Makrofaunaproduktion und die Makrofaunarespiration gut meßbar sind. Diese sind auch die beiden Hauptteile am Energiefluß, und die Summe dieser beiden Größen gibt den Energiefluß gut wieder.

Gleichzeitige Messungen von Sekundärproduktion und Respiration wurden vor allem bei der Untersuchung einzelner Populationen angewendet, um Aussagen über das Gesamtenergiebudget einer Population zu machen (HUGHES, 1970; KUENZLER, 1961; ODUM v SMALLEY, 1959; TEAL, 1962; MANN, 1965). Sie haben die überwiegende Rolle der Respiration im Energiebudget von Arten der Makrofauna belegt (HARGRAVE, 1971; MATHIAS, 1971; PAINE, 1971; MILLER v MANN, 1973; KOFOED, 1975).

Im Zusammenhang mit der Energetik ganzer Gemeinschaften und Ökosysteme ist der Respiration der Konsumenten stets besondere Beachtung geschenkt worden (JANSSON v WULFF, 1977; PAMATMAT, 1977; HARGRAVE, 1969; PAMATMAT, 1968; BANSE et al., 1971). Durch die Erfassung des aeroben Stoffwechsels und dessen Aufteilung auf die wichtigen ökologischen Komponenten ist in vielen Flachwassergemeinschaften bereits ein wichtiger Schritt zur Charakterisierung der Funktion der Ökosysteme getan.

Die verschiedenen Gemeinschaften der Gezeitengebiete sind aus methodischen Gründen besonders geeignete Untersuchungsgebiete für Fragestellungen zur ökologischen Energetik. Viele Untersuchungen sind vor allem in den amerikanischen Salzmarschen zu dieser Thematik entstanden (ODUM v DE LA CRUZ, 1967; POMEROY v WIEGERT, 1981; PAMATMAT, 1968; TEAL, 1962).

Auch im Bereich des Wattenmeeres wurden Fragen zum Energiefluß und Gemeinschaftsstoffwechsel aufgegriffen (DE WILDE, 1980; KUIPERS et al, 1981). Im Zentrum steht dabei die Rolle der Makrofauna im Vergleich zu der des Mikrobenthos (Bakterien, Mikrofauna, Meiofauna), das zum Teil unter dem Begriff des "small food web" zusammengefasst wurde. Ein Überwiegen des Mikrobenthos bei den Umsatzprozessen im Benthos wurde in diesen Arbeiten postuliert. Im Zusammenhang mit der hohen Bedeutung

der Mikrobenthoskomponente wird dessen hohe Produktivität als Folge eines hohen Detrituseintrags aus der Nordsee (DE JONGE v POSTMA, 1974) angesehen und das Watt als subsidäres System eingestuft.

In der vorliegenden Arbeit wird die Sekundärproduktion von drei für das Wattenmeer der Nordseeküste typischen Makrofaunagemeinschaften im Königshafens untersucht. Außerdem wird der Stoffwechsel dieser Gemeinschaften erfaßt und der Energiefluß berechnet.

Dabei ist es das Ziel, herauszufinden, welche Gruppen der Makrofauna die Produktion, den Gemeinschaftsstoffwechsel und den Energiefluß prägen.

Auch der Weg, auf dem die Nahrungsenergie von den Primärproduzenten zu den Konsumenten (Sekundärproduzenten) gelangt, soll geklärt werden. Dabei gehen die Untersuchungen von der Erfassung der Siedlungsstruktur, der Sekundärproduktion und der Respiration einzelner Arten und der Gesamtatmung im Freiland (Bell jar Experimente) aus.

Synoptisches Datenmaterial über das Nahrungsangebot in den untersuchten Gemeinschaften, das von R. ASMUS erarbeitet wurde, konnte zur Diskussion herangezogen werden.

## MATERIAL UND METHODEN

### I. Feldmessungen

Während des Jahres 1980 wurden in monatlichen Abständen an 3 Stationen im Eulitoral des Königshafens am Nordende der Insel Sylt Feldmessungen zur Respiration der Gemeinschaften durchgeführt. Als Stationen wurden nahe der Hochwasserlinie 1. die Nereis-Corophium-Zone, 2. das durch den Bewuchs mit Zwergseegegras deutlich physiognomisch unterscheidbare Seegras-Watt und 3. das Arenicola-Watt, ein Sandwatt, mit der größten Flächenausdehnung ausgewählt.

Die Feldmessungen zur Respiration der Gemeinschaften und ihrer wichtigsten Komponenten wurden mit Hilfe von geschlossenen Systemen (Dunkelglocken) monatlich während der Überflutungsperiode vorgenommen. Die Meßtechnik folgte dem Prinzip der "Bell jar" - Technik (PAMATMAT v FENTON, 1968; HALLBERG et al, 1972 ; SMITH, 1974; SMITH et al, 1972 ; SMITH v TEAL, 1973; SMITH und HESSLER, 1974; SMITH et al, 1974; JANSSON, 1977 ). Im Unterschied zu diesen wurde in Anlehnung an die Produktionsmessungen im Plankton mit Hell- und Dunkelglocken gearbeitet. Die Dunkelglocken bestehen aus einem oben offenen, undurchsichtigen PVC-Zylinder, dessen Innenwände mit einer schwarzen Epoxidbeschichtung gegen das Meerwasser isoliert sind, um den Austritt von schädlichen Stoffen aus dem PVC zu verhindern. Der untere Rand des Zylinders ist geschärft, um das Eindringen in das Sediment zu erleichtern. Oben ist der Zylinder mit einer transparenten Polyäthylen-Folie abgeschlossen (JANSSON, 1977). Durch die Transparenz können etwaige Luftblasen beim Füllen der Glocke erkannt und dadurch besser entfernt werden. Außerdem ermöglicht die elastische Folie die Übertragung von Turbulenzen auf den Glockeninhalt (GUST, 1977).

Alle Glocken sind seitlich mit einem Plastikhahn versehen, der das Wasser bei Beginn der Messung während der Flut in das Innere der Glocke einläßt. Die Glocken werden 25-30 cm tief in das Sediment gedrückt. Es wird dabei je nach Glocke eine Fläche von 500-700 cm<sup>2</sup> eingeschlossen (vgl.Tab. 1). Um eine möglichst lange Meßphase zu ermöglichen, haben die aus dem

Sediment ragenden Teile der Glocken an jedem Standort eine unterschiedliche Höhe, so daß verschiedene Volumina eingeschlossen wurden.

Für die Messungen wurden stündlich Proben zur Sauerstoffbestimmung nach Winkler entnommen. Gleichzeitig wurde während jeder Probennahme die Wassertemperatur gemessen. Die Dauer einer Messung richtete sich nach der Dauer der Überflutungsperiode. Sie beträgt im Arenicola-Watt ungefähr 6 Stunden, im Seegras-Watt 4-5 Stunden und in der Nereis/Corophium-Zone 2 Stunden.

Zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs makrofaunafreier Sedimente wurde Oberflächensediment, aus dem die Makrofauna entfernt war, in Dunkelkammern von 100-300 ml Inhalt eingebracht (Schichtdicke 3 mm) und mit filtriertem und äquilibriertem Meerwasser versetzt. Um die chemische Oxidation zu bestimmen, wurden einige Kammern zur Ausschaltung der biologischen Atmung mit je 1-2 ml Formol (40%) versetzt. Die Kammern zur Messung des chemischen und biologischen  $O_2$ -Verbrauchs wurden während der Dauer des Glockeneinsatzes an den Stationen ausgesetzt, und der Sauerstoffgehalt zu Beginn und Ende des Einsatzes bestimmt.

Die mittlere Wassertiefe beträgt im Arenicola-Watt rund 1 m, im Seegras-Watt rund 0,5 m und in der Nereis/Corophium-Zone 0,2 m. Die mit einer Boje markierten Glocken wurden während der Flut watend erreicht. Bei den Einsätzen erfolgten kombinierte Messungen der Respiration und Primärproduktion. Zur Charakterisierung der Sedimente wurde die organische Substanz der Sedimente mittels Glühverlust gemessen. Angaben zu Korngrößenanalyse sind bei WOHLBERG (1937) aufgeführt.

## II. Entnahme und Bearbeitung der Bodenfauna

Im Anschluß an die Messungen des Sauerstoffverbrauchs in situ wurde die Makrofauna der in den Glocken eingeschlossenen Sedimentkerne aussortiert und für die Bestimmung der Biomasse aufgearbeitet. Dabei wurde der charakteristische Aufbau der in den Glocken eingeschlossenen Sedimente berücksichtigt. Die aerobe Schicht, kenntlich an dem hellen Farbton, reicht maximal 3 cm

tief in das Sediment. Sie enthält den Großteil an kleinerer Makrofauna. Um alle Organismen, besonders die kleinen, zu erfassen, wurden aus der aeroben Schicht pro Sedimentkern 6 Stechrohrproben (Fläche jeweils  $10 \text{ cm}^2$ ) entnommen. Diese Unterproben wurden ohne Sieben im Labor nach mit bloßem Auge erkennbaren Organismen ausgezählt. Der andere Teil der aeroben Schicht wurde sorgfältig entnommen und im Feld durch ein  $500 \mu$ -Sieb gespült.

Im Seegras-Watt wurde das Blattmaterial über der Sedimentoberfläche abgeschnitten, bevor die oben geschilderte Prozedur vorgenommen wurde. Das Blattmaterial wurde im Labor in einem Aquarium mit Meerwasser gespült. Während die Blätter dabei an der Oberfläche schwammen, sank die vagile Epifauna auf den Grund des Beckens und konnte getrennt entnommen werden. Danach wurde das Blattmaterial noch auf festsitzende Epifauna hin untersucht.

Die nächst tiefere Schicht besitzt einen anaeroben Charakter (Monosulfidschicht). Hier finden sich nur noch wenige, kleine Organismen. Von den größeren lebt im unteren Teil der Schicht der Polychaet Arenicola marina, im oberen Teil halten sich häufig größere Exemplare von Macoma balthica auf. Das Sediment dieser Schicht wurde durch ein 1 mm-Sieb gespült.

Ebenso wurde mit der Schillschicht, der tiefsten Schicht, verfahren, die in der Regel keine Makrofauna mehr enthält, in die aber beim Ausheben des Glockeninhaltes einzelne Wattwürmer gelangen können.

Tab. 1 Maße der Meßsysteme für die Bestimmung des  $\text{O}_2$ -Verbrauchs im Freiland

	Länge (cm)	Breite (cm)	Höhe (cm)	Höhe über Sedimentob.	Fläche ( $\text{cm}^2$ )	Volumen ( $\text{cm}^3$ )
<u>Arenicola-Watt</u>						
Hellglocke	-	ø 28,80	55,0	27,00	651,44	17588,80
Dunkelglocke	-	ø 29,80	55,0	26,70	697,46	18622,18
<u>Seegras-Watt</u>						
Hellglocke	24,40	24,40	40,00	11,90	595,36	7084,78
Dunkelglocke	24,80	23,70	40,00	11,80	587,76	6935,57
<u>Nereis-Corophium-Zone</u>						
Hellglocke	24,40	24,40	20,00	6,80	595,36	4048,45
Dunkelglocke	24,40	24,40	20,00	6,80	595,36	4048,45

### III. Produktionsmessungen

Für die Produktionsmessungen wurden die Individuen der dominanten Arten nach Größenklassen sortiert und ihr Individualgewicht bestimmt. Zur Bestimmung des Anteils an organischer Substanz wurden die Organismen aus dem Glockenversuch 3 Tage bei 75 ° C bis 100°C im Trockenschrank getrocknet und anschließend 2 Stunden bei 600°C verascht. Die monatliche Produktion pro m<sup>2</sup> wurde aus den Veränderungen des mittleren Individualgewichtes und der mittleren Häufigkeit pro Größenklasse für jeden Monat nach der Formel  $P = (W_1 - W_2) \times (N_1 + N_2) / 2$  berechnet (WINBERG, 1971), wobei W<sub>1</sub> und W<sub>2</sub> die mittleren Individualgewichte pro Größenklasse am Anfang und am Ende eines Monats sind und N<sub>1</sub> und N<sub>2</sub> die dazugehörigen Individuenzahlen.

In Fällen, in denen das Material umfangreich genug war, wie bei Hydrobia ulvae, wurden Gewichts- und Häufigkeitsunterschiede nicht direkt den empirischen Daten entnommen, sondern aus einer aus diesen Daten berechneten Wachstumskurve bestimmt.

### IV. Respirationsmessungen im Labor

Für Respirationsmessungen im Labor an einzelnen Arten der Makrofauna stand eine Durchflußapparatur mit polarographischer Sauerstoffelektrode zur Verfügung. Nach Beruhigung der Tiere und Gewöhnung an die Kammerverhältnisse wurden Messungen über maximal 6 Stunden durchgeführt, entsprechend der Überflutungszeit im natürlichen Milieu. Alle Laboruntersuchungen wurden bei angenäherten in situ Temperaturen in einem temperaturkonstantem Raum durchgeführt. Die Meßtechnik wurde bei SCHRAMM et al (1976), DRIES et al (1978), BULNHEIM (1972) beschrieben.

Zur Messung des Sauerstoffverbrauchs wurde nur frisch gefangenes Tiermaterial herangezogen, das selten länger als 6 Stunden vor der Messung gehältert wurde. Meistens wurden die Tiere bei Ebbe gesammelt und gleichzeitig mit Eintritt der Flut am natürlichen Standort wurde die Messung begonnen. In den Respirationskammern befand sich eine Schicht ausgeglühtes



Standortsediment. Die Durchflußrate durch die Kammern wurde so gewählt, daß die Sauerstoffsättigung nicht unter einen Wert von 90 % fiel. Zur Kontrolle der Werte der Durchflußanlage wurden stets 10-20 Winklerflaschen mit ausgeglühtem Sediment und Einzeltieren verschiedener Größe sowie einige Flaschen ohne Tiere gemessen.

Für die Labormessungen des Sauerstoffverbrauches wurden Temperaturen von 0°, 5°, 10°, 15° und 20° gewählt. Bei jeder dieser Temperaturen wurde das Größenspektrum einer Art gemessen. Messungen bei kühleren Temperaturen wurden im Winterhalbjahr, Messungen bei höheren Temperaturen im Sommerhalbjahr durchgeführt. Die Messung des Sauerstoffgehaltes der Kontrollen erfolgte mit der Winklermethode.

#### V. Auswertungsmethoden, Berechnungen und statistische Tests

Der in situ-Sauerstoffverbrauch der gesamten Gemeinschaft wurde nach folgender Formel berechnet :

$$S_{T_1} = \frac{M_1 - M_2}{t_1 - t_2} \times V_G \times F ; \quad S_{T_2} = \frac{M_2 - M_3}{t_2 - t_3} \times V_G \times F \quad \dots\dots \text{ usw.}$$

$S_{T_1}$  ist der Sauerstoffverbrauch während des ersten Meßintervalls,  $S_{T_2}$  während des zweiten.  $M_{1,2,3}$  ist der Gehalt an Sauerstoff in ml  $^2\text{O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ ,  $t_{1,2,3}$  ist die Zeit der Messung in Stunden und  $V_G$  das Wasservolumen in der Glocke.  $F$  ist der Umrechnungsfaktor von der Glockenfläche auf einen Quadratmeter. Die Sedimentatmung  $S_R$ , der chemische  $\text{O}_2$ -Bedarf  $S_C$  und die  $\text{O}_2$ -Aufnahme des freien Wassers  $S_P$  wurden entsprechend nach der obigen Formel berechnet.

Der Sauerstoffverbrauch, der durch die ungestörte Makrofauna und Makroflora verursacht wird, ergibt sich aus der Differenz zwischen Gesamtsauerstoffverbrauch und  $\text{O}_2$ -Verbrauch des Sediments und Wassers.

Die im Labor gemessenen Respirationsraten der Arten der Makrofauna wurden für jede Temperatur gegen die Individualgewichte im logarithmischen Maßstab aufgetragen und daraus Regressionsgeraden berechnet (lineare Regressionsanalyse, SACHS, 1969).

## STRUKTUR UND FUNKTION DES ÖKOSYSTEMS

### I. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Untersucht wurden verschiedene Wattenmeergemeinschaften im Königshafen, an der Nordspitze der Insel Sylt (  $55^{\circ} 2,8' N$   $8^{\circ} 25,3' O$  ).

Die Bucht ist etwa 4 km lang, 1 km breit und hat eine Fläche von  $3,8 \text{ km}^2$ . Im Süden wird das Gebiet durch die Dünen des Listlandes begrenzt. Die diesen Dünen nordöstlich vorgelagerten Marschwiesen sind eingedeicht. Nach Westen und Norden bildet der Ellenbogen eine Begrenzung, eine Dünenkette, die den Königshafen von der offenen Nordsee abtrennt, im Südosten des Königshafens liegt die Insel Uthörn, eine künstliche Sandaufspülung. Sie trennt den sogenannten inneren Königshafen, in dem die Untersuchungen stattfanden, vom äußeren Königshafen. Die Bucht ist nach Osten geöffnet. Sie wird durch einen tiefen Priel im Zentrum zum Lister Tief hin entwässert.

Etwa 88 % des gesamten Gebietes des Königshafens fallen bei Niedrigwasser trocken. Bei einem mittleren Gezeitenhub von 1,70 m (gegen NN) befindet sich die Niedrigwasserlinie etwa - 1,00 m unter NN und die Hochwasserlinie bei + 0,70 m über NN. ( Gezeitentafel des DHI )

Von der Höhe des Watts über der Niedrigwasserlinie ist die mittlere Bedeckungszeit mit Wasser abhängig. Die Höhenlinien sind in Abbildung 1 a dargestellt.

Die mittlere Bedeckungszeit beträgt bei 0,50 m über NN etwa 2 Stunden, bei + 0,10- +0,20 m 4 Stunden und bei einer Höhe von -0,30 m unter NN 6 Stunden. 55 % der Fläche des Königshafenwattes haben eine kürzere Bedeckungszeit als 6 Stunden. Der überwiegende Teil des Gebietes besteht aus reinem Sandwatt (Abb. 1 b ). Nur entlang des Prieles, im Bereich der Muschelbänke und im westlichen inneren Königshafen vor dem sogenannten Gröning befinden sich Sedimente mit höherem Schlickgehalt.

WOHLBERG (1937) beschreibt die Besiedlung des Sandwatts im



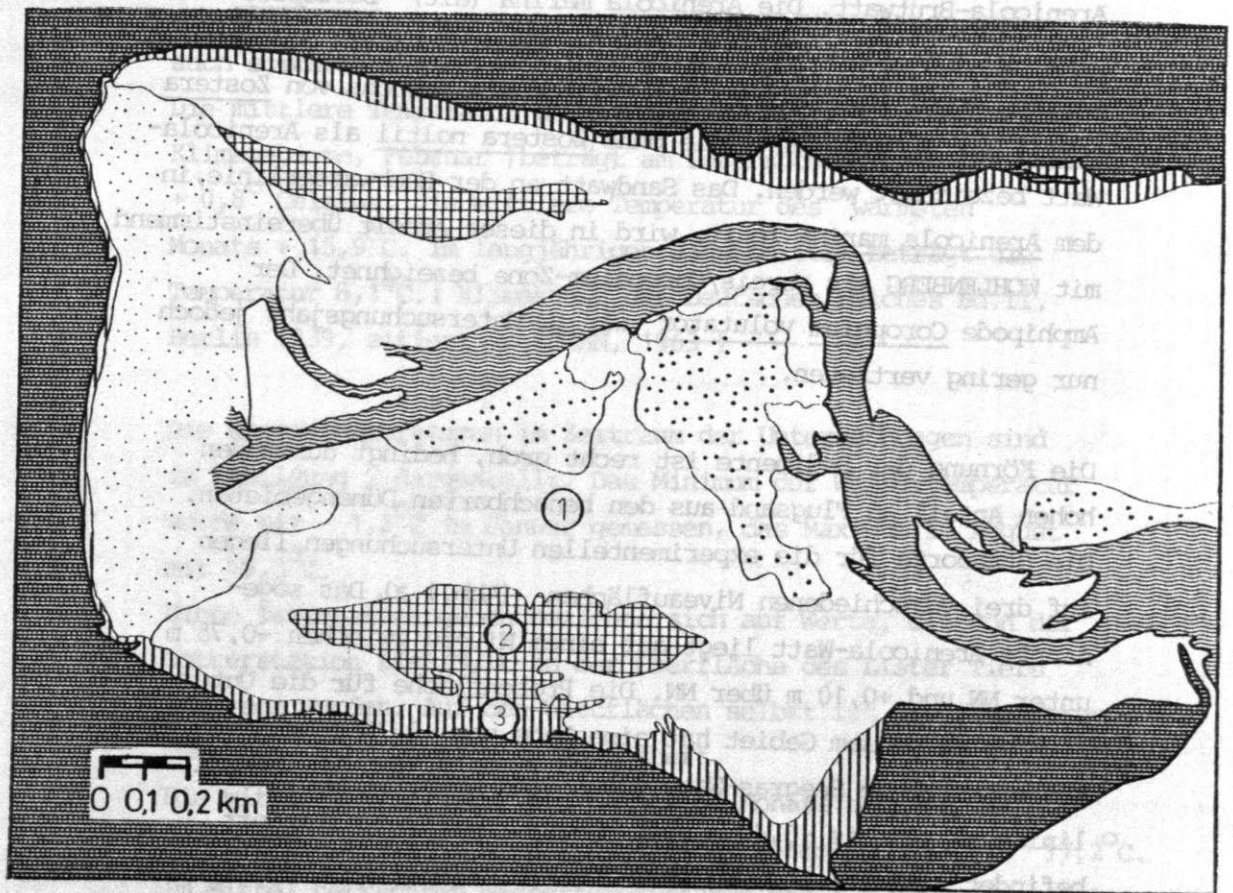


Abb.1 Das Untersuchungsgebiet Königshafen/Sylt

- b) Räumliche Verteilung der Lebensgemeinschaften im Königshafen, Arenicolawatt (weiß), Seegraswatt (kariert) Nereis/Corophiumzone (senkrecht liniert), Muddwatt (schwach punktiert), Muddwatt mit Mytilus-Bänken (punktiert), Sublitoral ( gewellt); 1: Station im Arenicola-Watt (55 % der Wattfläche des inneren Königshafen), 2: Station im Seegras-Watt (8%), 3: Station in der Nereis/Corophiumzone (9%). (Zeichnung nach Luftbild 2350/79, Maßstab 1 : 10 000 ).

inneren Königshafen durch zwei Gemeinschaften. Die Arenicola marina (Junggut)- Clitellio-Siedlung besiedelt als schmaler Gürtel unterhalb der Hochwasserlinie relativ fest gepackte Sedimente mit geringem Wassergehalt und entspricht dem Arenicola-Brutwatt. Die Arenicola marina (alt)- Scoloplos-siedlung entspricht den untersuchten Gemeinschaften des Sandwattes, wobei im folgenden die Gebiete mit Bewuchs von Zostera noltii als Seegras-Watt, die ohne Zostera noltii als Arenicola-Watt bezeichnet werden. Das Sandwatt an der Hochwasserlinie, in dem Arenicola marina fehlt, wird in dieser Arbeit übereinstimmend mit WOHLBERG als Nereis/Corophium-Zone bezeichnet. Der Amphipode Corophium volutator war im Untersuchungsjahr jedoch nur gering vertreten.

Die Körnung der Sedimente ist recht grob, bedingt durch den hohen Anteil an Flugsand aus den benachbarten Dünengebieten. Die Standorte für die experimentellen Untersuchungen liegen auf drei verschiedenen Niveauflächen (Abb.1 a). Das sogenannte Arenicola-Watt liegt auf einem Niveau zwischen -0,75 m unter NN und +0,10 m über NN. Die Probenfläche für die Untersuchung in diesem Gebiet hat eine Lage von -0,30 m unter NN. Das angrenzende Seegras-Watt dehnt sich zwischen den Höhenlinien +0,10m bis +0,40 m über NN aus. Der Probenstandort befindet sich bei + 0,20m über NN.

Von einer Höhe von 0,50 m über NN bis zur Hochwasserlinie bei 0,70 m über NN erstreckt sich die Nereis/Corophium-Zone, ein meist sehr schmaler Gürtel. Der Probenstandort in diesem Gebiet lag bei 0,60 m über NN.

## II. PHYSIKALISCHE UND CHEMISCHE UMWELTFAKTOREN

Eine eingehende Beschreibung der physikalischen und chemischen Umweltfaktoren, insbesondere der Kurzzeitfluktuationen ist bereits durch WOHLBERG (1937) erfolgt. Daher soll in folgendem vor allem auf die jahreszeitlichen Veränderungen von Temperatur und Salzgehalt eingegangen werden.



Die Temperaturverhältnisse in Gezeitengebieten werden in besonders starkem Maße durch die Lufttemperaturen geprägt. Gezeitengebiete weisen daher stärkere Unterschiede in der Temperatur zwischen Sommer und Winter auf als die dauernd mit Wasser bedeckten Meeresteile. Sowohl Eisbildung als auch sommerlich starke Erwärmung sind daher nicht selten. Die mittlere Temperatur des kältesten Monats (für ozeanische Klimagebiete, Februar ) beträgt am Untersuchungsstandort  $+ 0,8^{\circ}$  Celsius, die mittlere Temperatur des wärmsten Monats  $+ 15,9^{\circ}\text{C}$ . Im langjährigen Jahresmittel beträgt die Temperatur  $8,1^{\circ}\text{C}$ . ( Klimakunde des Deutschen Reiches Bd.II, Berlin 1939, zitiert in KOEHN, 1963 )

Die Wassertemperaturen im Zeitraum der Untersuchungen sind in Abbildung 2 dargestellt. Das Minimum der Wassertemperatur wurde mit  $- 1,3^{\circ}\text{C}$  im Januar gemessen, das Maximum im August mit  $19,3^{\circ}\text{C}$ .

Diese Temperaturangaben beziehen sich auf Werte, die von der Wetterstation List/Sylt an der Oberfläche des Lister Tiefs gemessen wurden. Auf den Wattflächen selbst ist die Temperatur mehr den Lufttemperaturen angenähert.

Die mittlere Temperatur des kältesten Monats beträgt im Untersuchungszeitraum  $+ 0,2^{\circ}\text{C}$ , die des wärmsten Monats  $+ 17,2^{\circ}\text{C}$ . Im Mittel herrschten Wassertemperaturen von  $+ 8,5^{\circ}\text{C}$ , die mittlere jährliche Lufttemperatur betrug  $+ 8,0^{\circ}\text{C}$ .

Im Untersuchungsjahr waren die Lufttemperaturen im Januar mit  $-1,02^{\circ}\text{C}$  niedriger als im langjährigen Mittel ( $+1,0^{\circ}\text{C}$ ) , während die mittlere Temperatur im August von  $16,47^{\circ}\text{C}$  höher war als das langjährige Mittel ( $15,7^{\circ}\text{C}$ ), (siehe Tabelle 2). Das niedrige Jahresmittel ist vor allem durch die zu kalten Wintermonate von Januar bis März bedingt, die eine Eisbedeckung des Wattes von Mitte Januar bis Ende Februar, von wechselnder Ausdehnung zur Folge hatten. Bereits der Winter 1978/79 war ein starker Eiswinter mit sehr tiefen Temperaturen, der einen langanhaltenden Einfluß auf die Fauna hatte.

Tab. 2 Klimatische Daten zum Untersuchungsgebiet für das Jahr 1980 (nach Angaben der Wetterstation List)

1980 List/Königshafen	Januar	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Mittel
Mittelwert Wasser- temperatur	0,2	0,2	1,6	5,5	11,5	16,25	16,54	17,26	15,0	10,5	4,01	3,25	8,48
Maximum	2,7	1,3	3,5	8,5	14,2	18,0	19,0	19,30	16,4	13,7	7,80	4,50	
Minimum	-1,3	-1,2	-0,1	1,0	8,7	13,4	15,5	13,9	13,7	8,0	2,00	-0,7	
Zahl der Tage mit Wassertemperaturen unter 0° C	12	9	1									2	24
Zahl der Tage mit Wassertemperaturen über 20 ° C													0
Mittelwert Luft- temperatur	- 1,2	0,4	1,4	6,1	10,4	14,85	15,5	16,5	14,7	19,2	4,9	3,6	8,04
Maximum	2,6	3,8	5,6	13,2	16,1	20,5	20,5	19,3	17,5	13,5	9,9	6,9	
Minimum	-4,3	-4,6	-2,4	2,0	6,5	11,5	13,2	12,2	13,2	3,4	-3,1	-5,2	

Die Wassertemperatur ist nicht an allen Teilen des Wattes gleich. Die flachen Gebiete zeigen in der Regel im Sommer höhere Temperaturen und im Winter niedrigere als die tiefen Gebiete. Im Sommer befindet sich eine meßbare Grenze zwischen kühlerem und erwärmtem Wasser bei Hochwasser etwa im Bereich des Seegras-Watts. (Abb.3)

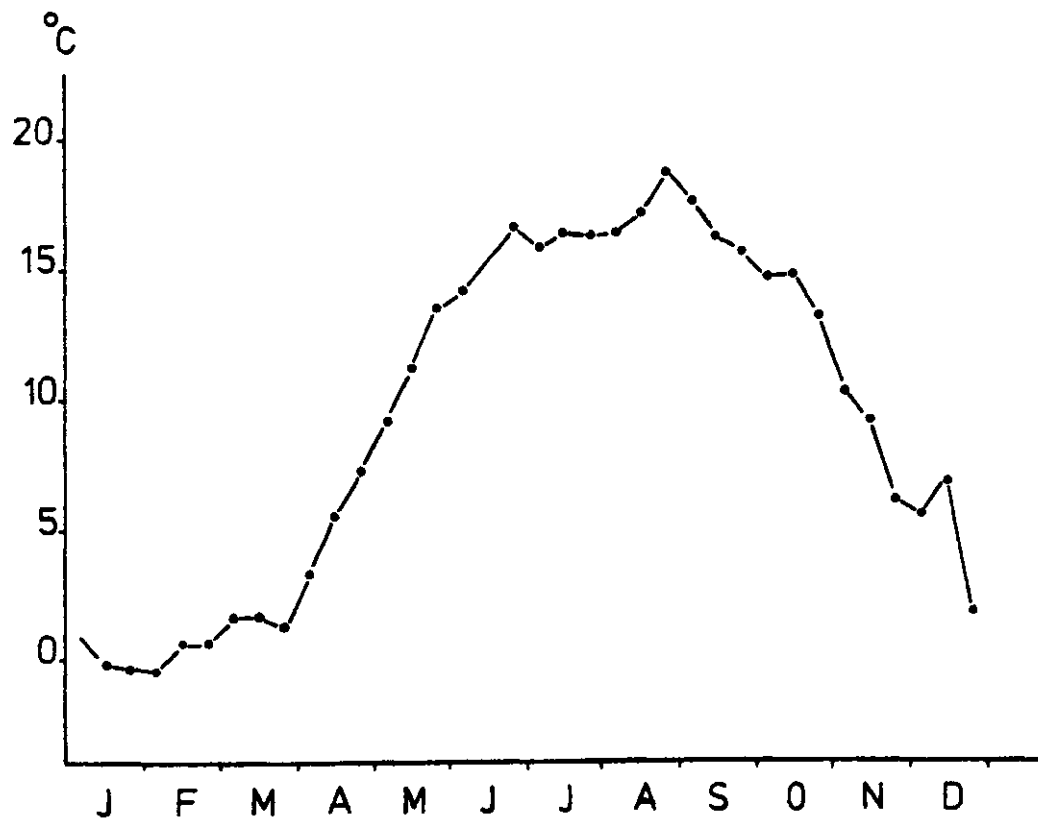


Abb.2 Jahresgang der Wassertemperatur im Lister Tief 1980. Dargestellt sind die mittleren Wassertemperaturen für je 10 Tage. (Nach Meßwerten der Wetterstation in List/Sylt).



T °C

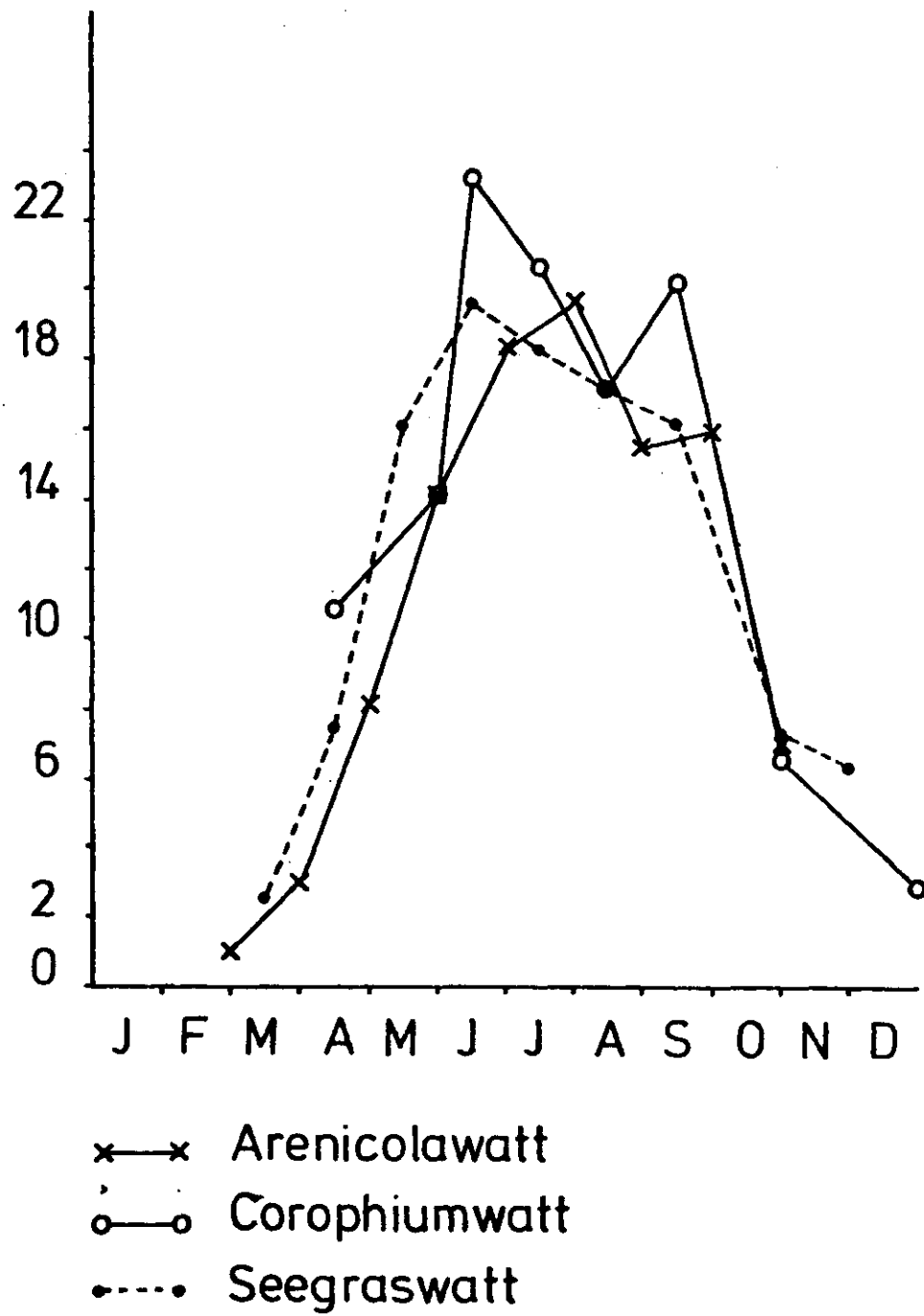


Abb. 3 Temperaturen an den 3 Stationen während der Meßeinsätze.

Die Salinität schwankt zwischen 26 und 31 ‰. Es herrschen also im wesentlichen polyhaline Bedingungen. Die Salinität ist im starken Maße abhängig von der Niederschlagsmenge. Sie ist deswegen im September/Oktober, der Zeit der stärksten Niederschläge, wesentlich geringer als im Mai/Juni. Im Sommer kann Verdunstung die Salinität erhöhen. Zwischen den Standorten sind Unterschiede in der Salinität unbedeutend. Nur in der Nereis-Corophium-Zone kann durch einfließendes Grundwasser aus den angrenzenden Dünen bei hoher Niederschlagsmenge ein geringfügiger Aussüßungseffekt des interstitiellen Wassers beobachtet werden.

Die Strömungen im Gebiet werden vor allem durch die Gezeiten hervorgerufen. Die Gezeitenwelle läuft von Osten nach Westen prielaufwärts. Auf den Wattflächen im südlichen, inneren Teil des Königshafens hat die Strömung bei Flut eine von Nordwesten nach Südosten verlaufende Richtung, die sich bei Ebbe entsprechend umkehrt. Je nach Windrichtung und Stärke wird diese Richtung etwas modifiziert. Im wesentlichen werden bei stärkeren Winden die gerichteten Gezeitenströmungen durch Turbulenzen überlagert. Die Turbulenz nimmt mit abnehmender Wassertiefe ab. Von diesen Turbulenzen wird bei starken Winden auch die obere Sedimentschicht erfaßt, wodurch Rippeln gebildet werden.

Der Sauerstoffgehalt des Wassers im Königshafen ist in allen Monaten des Jahres etwas übersättigt. Die Schwankungen im Verlauf des Jahres sind daher weitgehend temperaturbedingt.

Im Königshafen überwiegen grobsandige Sände mit einem Medianwert um 300 µ.

(Korngrößenanalyse siehe WOHLBERG, 1937, REISE, 1976). Die obere Schicht der Sedimente ist aerob bis zu einer Tiefe von 1-3 cm, je nach Jahreszeit. Darunter liegt eine Schicht schwarzen Sedimentes (Monosulfid-Schicht) mit weitgehend anaeroben und reduktiven Bedingungen. In ungefähr 30 cm Tiefe befindet sich

in Sedimentkernen aus den tieferen Wattgebieten eine Zone mit Schalen von abgestorbenen Muscheln und Schnecken (Schill), die durch die Aktivität des Wattwurmes in diese Tiefen gelangt sind. In den Wattgebieten in der Nähe der Hochwasserlinie, wo Arenicola nicht mehr vorkommt, fehlt dieser Horizont. Dafür sind in den tieferen Schichten hier größere Kleibrocken eingelagert.

### III. STRUKTUR DES ÖKOSYSTEMS

#### 1. ALLGEMEINES ZUR STRUKTUR DES ÖKOSYSTEMS

Wichtige Elemente eines Ökosystems sind die unbelebten Komponenten ( wie klimatische Faktoren, anorganische Substanzen, organische Verbindungen) und die belebten Komponenten (Produzenten, Konsumenten, Destruenten). Alle Komponenten zeigen innerhalb des Ökosystems eine spezielle Verteilung im Raum. Die räumliche Struktur in einem Ökosystem kann so verschieden sein, daß man von verschiedenen Subsystemen spricht (ODUM, 1969). Im Lebensraum Gezeitengebiet läßt sich zunächst ein pelagisches von einem benthischen Subsystem unterscheiden.

Das pelagische Subsystem ist wegen seiner im Gezeitenrhythmus wechselnden Ausdehnung nur temporär im untersuchten Gebiet vorhanden. Es enthält eigene biotische und abiotische Komponenten, die mit dem benthischen System in enger Wechselwirkung stehen. Von der Mehrzahl der benthischen Organismen können die abiotischen Komponenten ( Nährstoffe, Sauerstoff) nur während der Phasen des Untergetauchtseins genutzt werden. Da die flacheren Wattbezirke eine geringere Überflutungsdauer haben als die tieferen Gebiete, sind auch viele abiotischen Komponenten für die benthische Fauna in den flacheren Gebieten in weit geringerem Ausmaß nutzbar als in tieferen Gebieten.

Das benthische Subsystem ist räumlich stark gegliedert und seine ökologischen Komponenten übertreffen die des pelagischen Subsystems um ein vielfaches. Besonders reich ist die obere Grenzschicht des Sedimentes an organischem, abiotischem und biotischem Material. Mit zunehmender Sedimenttiefe wird der Gehalt an organischen Komponenten geringer.

Durch horizontale Unterschiede in der Verteilung der genannten ökologischen Komponenten entstehen Gemeinschaften mit unterschiedlichem Charakter. Die Gründe für diese Unterschiede sind in erster Linie die Wasserbedeckungszeit und die Sedimentverhältnisse.

54,93 % des Gezeitengebietes des Königshafen werden vom Arenicola-Watteingenommen, 8,80 % bilden Mytilusbänke, weitere 8,14 % nehmen Seegraswiesen ein und die Nereis-Corophium-Zone in der Nähe der Hochwasserlinie besitzt einen Flächenanteil von 8,85 %.

Neben den horizontalen Unterschieden zeigen die genannten Gebiete auch vertikale Unterschiede ihrer Struktur. Die Abbildungen 4 bis 6 zeigen die vertikale Verteilung der wichtigsten biotischen Komponenten in den drei untersuchten Lebensgemeinschaften. Die Werte für das Mikrozoobenthos wurden nach Zählungen von REISE (1981) für 3 Lebensgemeinschaften auf Biomasse umgerechnet. Bakterienzahl und -biomasse wurde nach Sedimentcharakteristika nach DALE (1976) berechnet. Die Biomasse und Zellzahlen der Primärproduzenten wurden von R.ASMUS synchron zu dieser Untersuchung bestimmt. Im Arenicola-Watt (Abb.4) sind nach diesen Angaben Primärproduzenten, Makrozoobenthos, Mikro- und Meiozoobenthos sowie Bakterien in der Grenzschicht Sediment-Wasser reich vertreten. Diese Schicht, in die das Licht bis etwa 3 mm Tiefe relativ intensiv eindringt, hat trotz der geringen Volumenausdehnung innerhalb der gesamten Sedimentsäule den größten Reichtum an lebender Substanz ( $12,07 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

In die nächst tieferen Sedimentschicht dringt nur wenig Licht ein, sie ist jedoch in allen Teilen noch mehr oder minder gut mit Sauerstoff versorgt. Die Tiefe dieser Schicht schwankt je nach der Temperatur und der Durchmischung des Sediments zwischen 1 und 3 cm. Primärproduzenten kommen in dieser Schicht noch vor, sind aber wie auch das Makrozoobenthos (Endofauna) schwächer vertreten als in der vorherigen Zone. Die Biomasse des Mikrobenthos zeigt ähnliche Werte wie in der oberen Zone und die Bakterien erreichen auf Grund der größeren Volumenausdehnung dieses Raumes eine höhere Biomasse pro  $\text{m}^2$  (etwa  $0,28 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

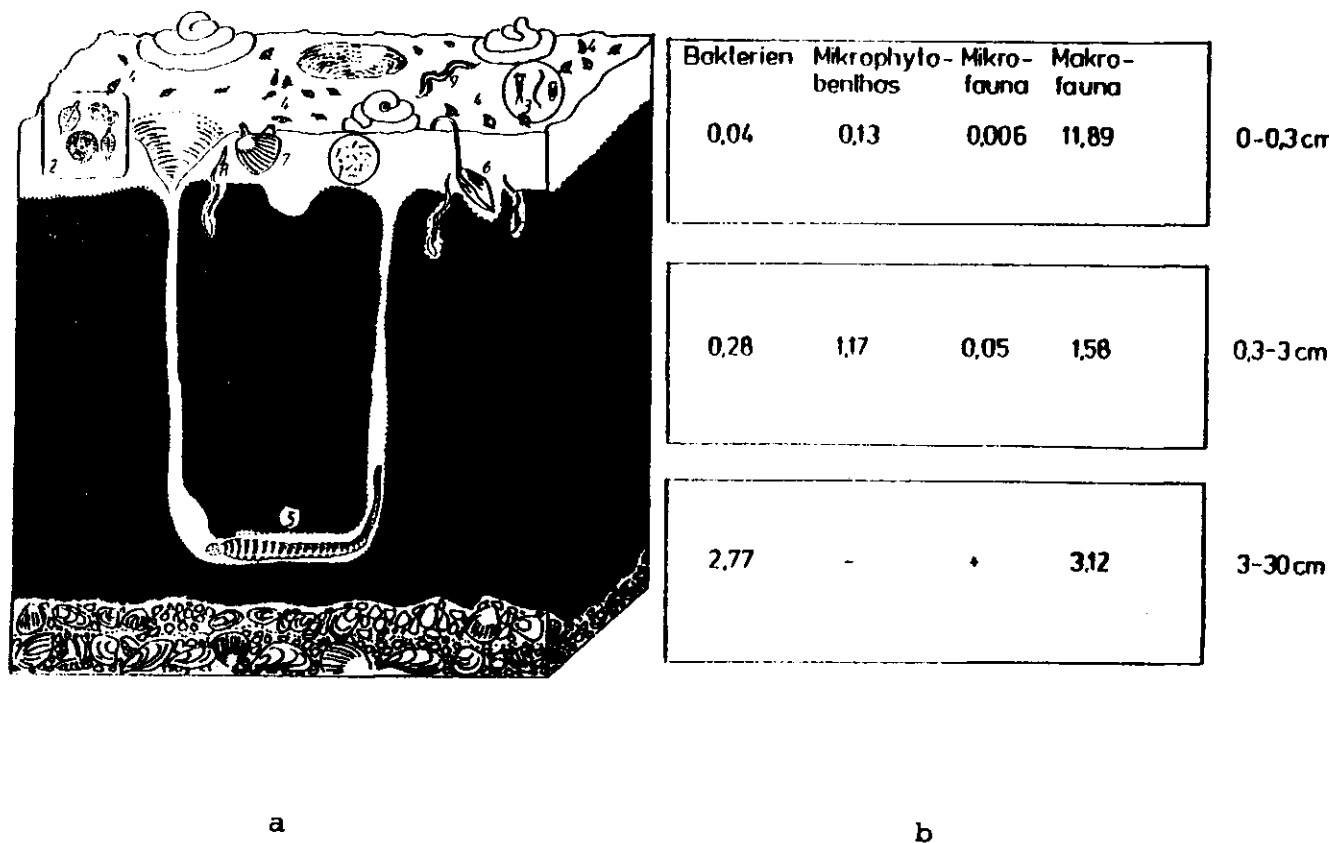


Abb.4 Blockdiagramm zur Darstellung wichtiger ökologischer Komponenten der Arenicola-Gemeinschaft.

a) 1: Bakterien; 2: Mikrophytobenthos; 3: Mikro- und Meiofauna; 4-9 Makrofauna (4: Hydrobia ulvae; 5: Arenicola marina; 6: Macoma balthica; 7: Cerastoderma edule; 8: Scoloplos armiger; 9: Eteone longa)

b) Biomasse (g C m<sup>-2</sup>) der Arenicola-Gemeinschaft in den vertikal aufeinanderfolgenden Sedimentschichten. Wiedergabe jährlicher Mittel. (Mikrophytobenthos nach R.ASMUS, pers.Mitt.; Bakterienzahlen berechnet mit Hilfe der Sedimentcharakteristika nach DALE, 1976; Biomasse von Mikro- und Meiofauna berechnet nach Abundanzwerten von K.REISE, 1981, mit Faktoren nach JANSSON und WULFF, 1977).

Den größten Anteil hat die Monosulfidschicht im anaeroben Bereich. Ihre Tiefe reicht bis zu 30 cm. Makrozoobenthos kommt nur in den Bauten vor, die mit der Oberfläche des Sediments verbunden sind und daher aerobe Bedingungen zeigen. Die typische lebende Komponente dieses Bereichs wird von anaeroben Bakterien gebildet.

Im Seegras-Watt ( Abb.5) findet sich während der Sommermonate eine reiche Entfaltung der Makrophytenbiomasse. Im Jahresmittel ist diese niedriger als die Biomasse des Makrozoobenthos in der Oberflächenschicht. ( Makrophyten:  $12,6 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$ ; Makrozoobenthos:  $15,5 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$ ). In den tieferen Sedimentschichten ist die Biomasse der Endofauna geringer als in den reinen Sandwatten, während durch eine größere Detritusmenge eine höhere Biomassekonzentration der Bakterien im Seegraswatt berechnet werden konnte.

Die Nereis-Corophium-Zone ( Abb.6) zeigt in der obersten Schicht eine reiche Entfaltung der Primärproduzenten ( $0,27 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$ ). Die Biomasse der Makrofauna ist hier jedoch deutlich geringer ( $7,69 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$ ). Dies gilt auch für alle anderen Komponenten in den tieferen, grobsandigeren Sedimentschichten, die recht arm an organischer Substanz sind. Der größte Teil der belebten organischen Substanz wird an der Oberfläche der untersuchten Wattböden von der Komponente der Makrofauna-Invertebraten gebildet (Arenicola-Watt : 98,51 %, Seegras-Watt: 61,05 %, Nereis-Corophium-Zone: 92,02 % ).

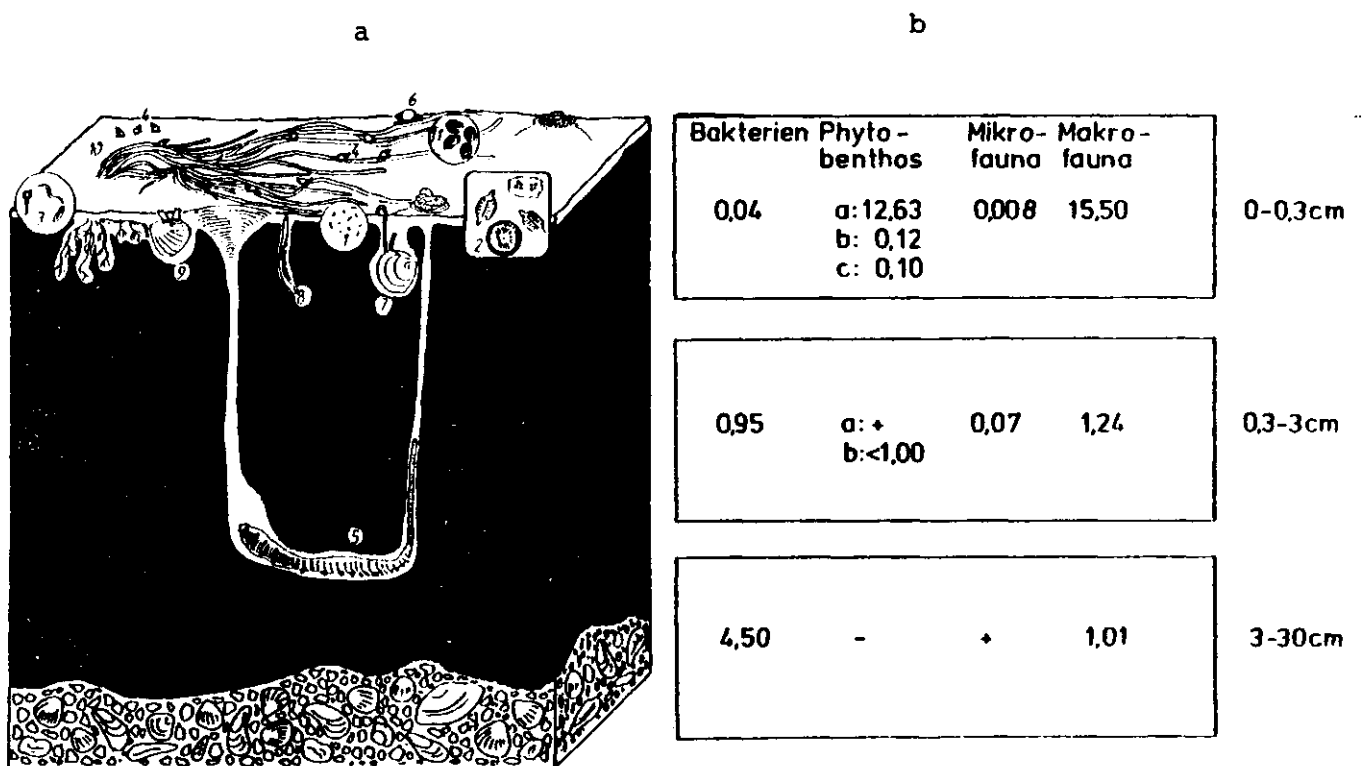


Abb. 5 Blockdiagramm zur Darstellung wichtiger Komponenten

- a) des Seegras-Watts; 1: Bakterien; 2: Mikrophytobenthos;  
3: Mikro- und Meiofauna; 4-9: Makrofauna  
(4: Hydrobia ulvae; 5: Arenicola marina; 6: Littorina jugosa; 7: Macoma balthica; 8: Scoloplos armiger;  
9: Cerastoderma edule) 10: Zostera noltii; 11: epiphytische Diatomeen.
- b) Biomasse wichtiger ökologischer Komponenten im Seegras-Watt ( $\text{gC m}^{-2}$ ). a= Makrophytobenthos, b= Mikrophytobenthos, c= Epiphyten  
( Weitere Erläuterungen siehe Abb. 4)



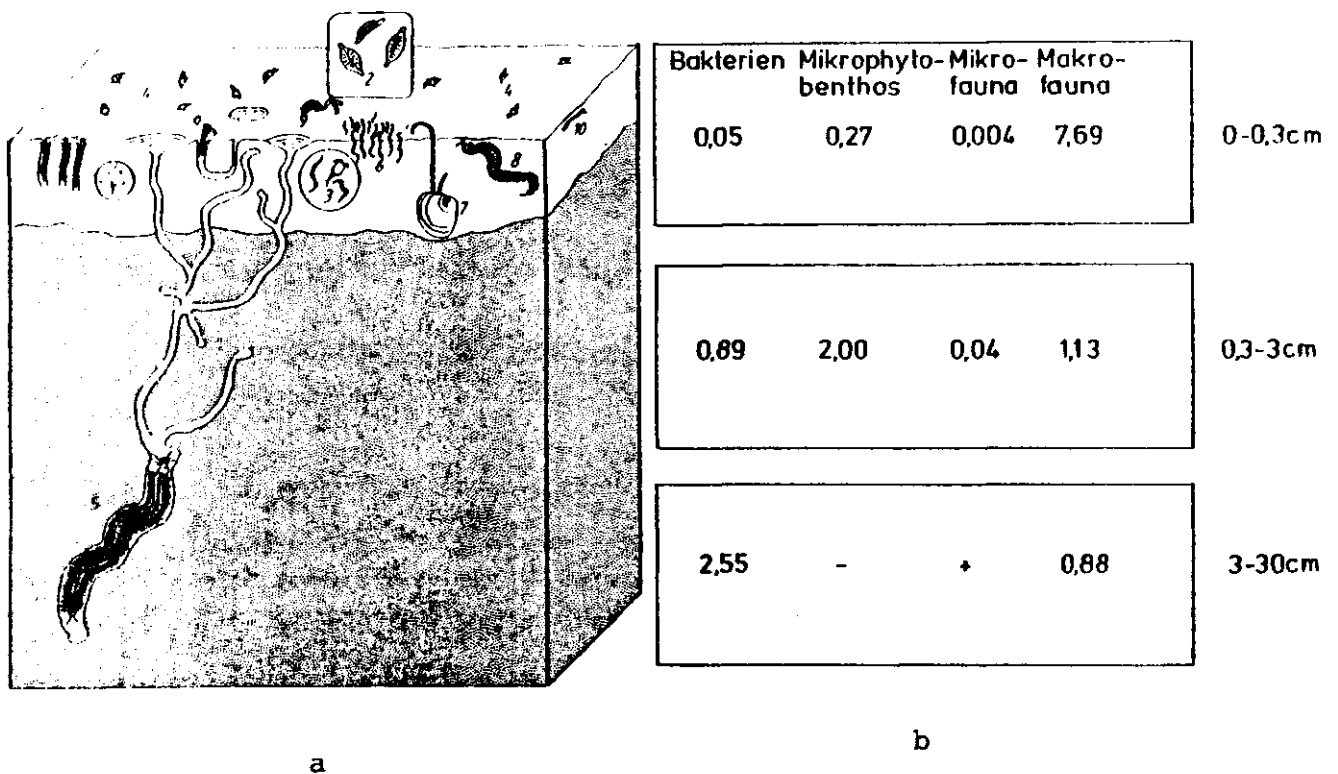


Abb. 6 Blockdiagramm wichtiger Komponenten in der Nereis-Corophium-Zone.

- a) 1: Bakterien 2: Mikrophytobenthos 3: Mikro- und Meiofauna  
 4-9: Makrofauna (4: Hydrobia ulvae 5: Nereis diversicolor  
 6: Tubifex costatus 7: Macoma balthica 8: Eteone longa 9:  
Corophium volutator 10: Dipterenlarve).
- b) Biomasse g C m<sup>-2</sup>) der wichtigen Komponenten in  
 der Nereis/Corophiumzone.

## 2. STRUKTUR DER UNTERSUCHTEN GEMEINSCHAFTEN

### 2.1 ARTENSPEKTRUM UND ÄHNLICHKEIT DER GEMEINSCHAFTEN AN DEN UNTERSUCHUNGSSTANDORTEN

Gemeinschaften können bereits durch ihr Artenspektrum voneinander unterschieden werden. Zur Identifizierung verschiedener Assoziationen wurden spezielle Ähnlichkeitsindices entwickelt. Diese Methoden verwenden statistische Kriterien, um die Frequenz des Vorhandenseins einer Art zu berechnen und um Assoziationen zu quantifizieren. Dabei wird angenommen, daß ein gemeinsames Auftreten eine Interaktion zwischen den Arten einer Gruppe anzeigt, so daß hierdurch eine objektive Form der Klassifizierung einer Gemeinschaft oder Assoziation möglich wird. Zu diesem Zweck wurde der Ähnlichkeitsindex nach SØRENSEN (1948) verwendet (vgl. Abb. 7). Der Ähnlichkeitsindex von 2 Parallelproben ( zum Beispiel Hell- und Dunkelglocke ) eines Standortes zeigt im Idealfall, bei vollkommen homogener Verteilung der Arten, den Wert 1,0. Durch "Patchiness" und Unterschiede in der Artenkonstanz sind die realen Werte jedoch meist geringer.

Die höchsten und niedrigsten Werte des Sørensen-Index treten in der Nereis-Corophium-Zone und im Arenicola-Watt auf. Hier trifft man andererseits eine homogene Verteilung der Arten an, während plötzliche auftretende, niedrige Werte andeuten, daß eine homogene Verteilung an diesen beiden Standorten nicht sehr stabil ist und durch äußere Einflüsse schnell aufgelöst werden kann. Im Seegras-Watt werden zwar nicht so hohe Werte wie in den anderen Zonen erreicht, doch sind die Schwankungen im Ähnlichkeitsindex zweier Parallelproben im Jahresverlauf sehr viel geringer, und die Änderungen vollziehen sich harmonischer. Die Arten sind hier allgemein inhomogen verteilt, doch es scheint sich bei dieser inhomogenen Verteilung um eine stabilere Struktur zu handeln.

Vergleicht man mit Hilfe des Ähnlichkeitsindex die Proben der verschiedenen Standorte untereinander, so sind die Werte um so kleiner, je unterschiedlicher die Artenstruktur der Standorte ist (Tab.3). Die geringste Ähnlichkeit zu den beiden anderen

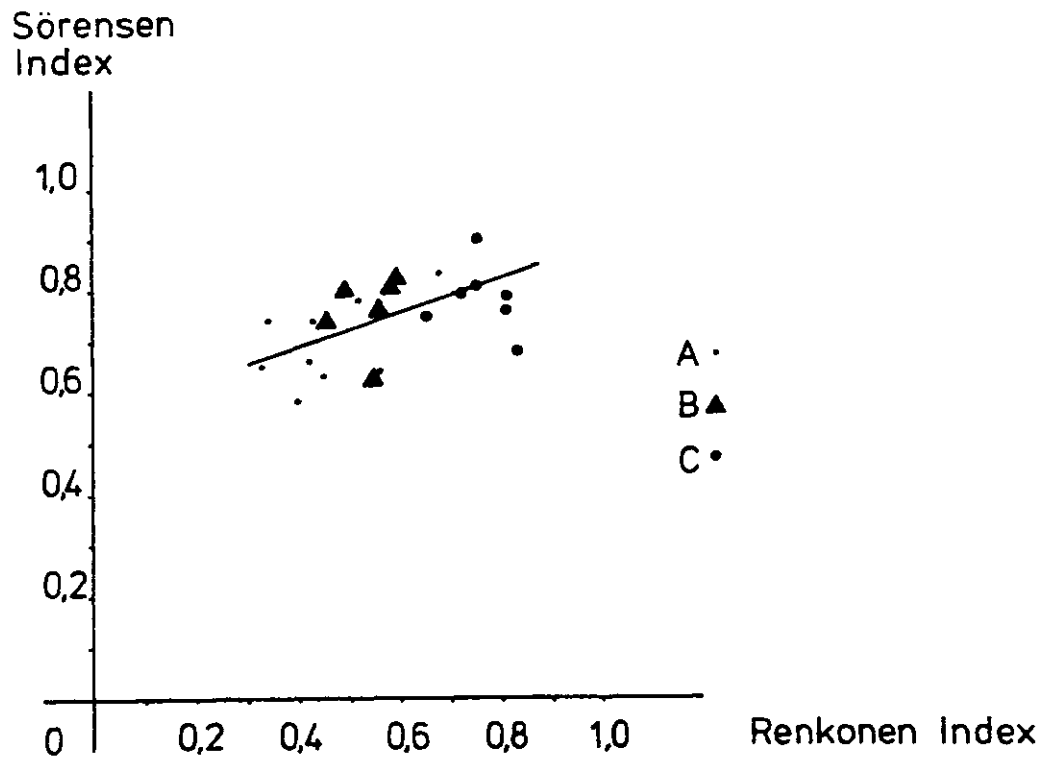


Abb.7 Charakterisierung der Ähnlichkeit bzw. Verschiedenheit der untersuchten Assoziationen a) mit Hilfe des Sørensen Index (als Maß für Unterschiede aufgrund der Artenzusammensetzung ); b) mit Hilfe des Renkonen Index (als Maß für quantitative Unterschiede). Indices zu A beziehen sich auf den Vergleich Nereis Corophium-Zone, - Arenicola-Watt, Werte zu B zum Vergleich Nereis-Corophium-Zone - Seegras-Watt, und C zum Vergleich Seegras-Watt - Arenicola-Watt. Die Ähnlichkeit wird von A über B nach C größer. Die Steigerung der Geraden ist kleiner 1, d.h. Unterschiede aufgrund quantitativer Kriterien (Biomasse, Renkonenindex) charakterisieren die Assoziationen deutlicher als die Unterschiede im Artenbild (Sørensen-Index).

Tab. 3 Ähnlichkeit in der Artenstruktur zwischen den untersuchten Makrofauna-Assoziationen im Watt des Königshafens im Jahresverlauf, berechnet durch den Index für Ähnlichkeit nach Sørensen (1948).  
(Als Kontrolle ist die Ähnlichkeit zwischen Parallelproben angegeben ).

Verglichene Gemeinschaften	Ähnlichkeit zwischen Parallelproben			Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Proben		
	Nereis-Corophium-Zone Nereis-Corophium-Zone	Seegras-Watt Seegras-Watt	Arenicola-Watt Arenicola-Watt	Nereis-Corophium-Zone Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Zone/ Arenicola-Watt	Seegras-Watt Arenicola-Watt
Monate :						
Februar	-	-	0,82	-	-	-
März	-	0,86	0,90	-	-	0,73
April	0,84	0,86	0,95	0,55	0,40	0,72
Mai	0,95	0,91	0,90	0,58	0,56	0,81
Juni	0,92	0,87	0,67	0,56	0,45	0,68
Juli	0,92	0,89	0,82	0,45	0,34	0,75
August	0,80	0,78	0,75	0,49	0,52	0,81
September	0,71	0,83	0,75	0,42	0,33	0,75
Oktober	0,92	0,80	0,80	0,58	0,43	0,65
November	-	0,73	-	-	-	-
Dezember	0,50	-	-	-	-	-

Gebieten besitzt die Nereis-Corophium-Zone, während das Seegras-Watt mit dem Arenicola-Watt eine größere Übereinstimmung zeigt. Die Ähnlichkeit zwischen den Proben von unterschiedlichen Standorten ist jedoch stets geringer als die Ähnlichkeit von Parallelproben eines Standortes. Die Artenverteilung ist also an den drei untersuchten Stationen verschieden, so daß drei Assoziationen angetroffen werden können.

Durch den Renkonen-Index erhält man einen Ausdruck für die Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Gemeinschaften, der die Biomasseverteilung der Arten mit berücksichtigt.  $R_e = \frac{\sum p_k}{P_k}$ , dabei sind die  $p$ -Werte relative Anteile einzelner Arten an der Gesamtbesiedelung (hier Makrofaunabiomasse) und  $P_k$  ist der jeweils kleinere  $p$ -Wert der beiden verglichenen Proben. Bei vollständiger Übereinstimmung ist  $R_e = 1$ . Besitzen beide Standorte keine Arten gemeinsam ist  $R_e = 0$ . Der Renkonen-Index ist mit dem Sørensen Index korreliert (Abb.7). Die geringste Übereinstimmung ergibt sich bei einem Vergleich des Arenicola-Watts mit der Nereis-Corophium-Zone. Diese zeigt dagegen mittlere Übereinstimmung mit dem Seegras-Watt. Den höchsten Grad an Übereinstimmung findet man zwischen dem Seegras-Watt und dem Arenicola-Watt.

Die miteinander verglichenen Assoziationen bestehen sowohl aus Arten, die auf einen Standort beschränkt sind, als auch aus gemeinsamen Arten (vgl. Tab 4). Die meisten Arten sind an allen drei Standorten anzutreffen. Arten, die nur an einem Standort vorkommen, finden sich besonders im Seegras-Watt. Dabei handelt es sich vor allem um Phytalformen wie Littorina obtusata, Idothea baltica und Amphiporus lactifloreus. Arten aus dem tieferen Watt und dem Sublitoral sind im Beobachtungszeitraum nur auf das Arenicola-Watt beschränkt. Charakteristisch für die Formen des flachen Watts sind Corophium volutator und Nereis diversicolor nahe der Hochwassergrenze. 1980 war Corophium volutator aber nur in geringer Anzahl anzutreffen.

Tab. 4 Mittlere Biomasse und Konstanz der Makrofaunaarten im Untersuchungsgebiet. Biomassewerte beziehen sich auf das Mittel eines Jahres und die Konstanz einer Art entspricht dem % Anteil Proben mit Vorkommen dieser Art an der Gesamtprobenzahl (Gesamtzahl Arenicola-Watt : 18, Seegras-Watt: 18, Nereis-Corophium-Zone : 16). + Signalisiert eine nach dem U-Test vorhandene Differenz zwischen 2 Parallelen (Hell- und Dunkelglocke) in einer Gemeinschaft (Patchiness). Eirenach dem U-Test gefundene Übereinstimmung ist nicht gekennzeichnet.

Arten	Nereis-Corophium-Zone	Seegras-Watt	Arenicola-Watt
<b>GASTROPODA</b>			
Hydrobia ulvae (PENNANT)	12,83 (100)	25,21(100)	19,47 (100)
Littorina jugosa (MONTAGU)	0,04 ( 13)	0,75( 78)	
Littorina littorea L.	0,01 ( 6)	0,12( 17)	0,04 ( 17)
Littorina obtusata L.	-	0,01( 6)	
Retusa obtusa (MONTAGU)	-	0,01( 6)	
<b>BIVALVIA</b>			
Cerastoderma edule L.	-	0,27( 56)	0,55 ( 83)
Macoma balthica L.	0,69 ( 88)	0,74(100)	1,08 (100)
Mya arenaria L.	0,01 ( 13)	0,45( 28)	0,03 ( 50)
Mytilus edulis L.	-	0,01( 6)	-
<b>NEMERTINI</b>			
Amphiporus lactifloreus (JOHNSTON)	-	0,01( 6)	-
Lineus viridis (FABR.) JOHNSTON	-	0,02( 17)	0,01 ( 11)
<b>POLYCHAETA</b>			
Arenicola marina L.	-	1,72( 56) +	5,30 ( 72) +
Anaitides mucosa (DERSTED)	0,01 ( 13)	0,22( 89) +	0,12 ( 78)
Capitella capitata (FABR.)	0,01 ( 19)	0,08( 83)	0,03 ( 50)
Eteone longa (FABR.)	0,11 ( 81)	0,03( 89)	0,45 ( 67)
Harmothoe sarsi (KLINGENBERG)	-	-	0,01 ( 6)
Heteromastus filiformis (CLAP.)	-	-	0,01 ( 6)
Nereis diversicolor (O.F.MÜLLER)	1,49 ( 94)	-	0,01 ( 6)
Nephtys hombergi SAVIGNY	-	-	0,02 ( 11)
Pygospio elegans CLAPAREDE	0,02 ( 75)	0,01( 17)	0-
Scoloplos armiger (O.F.MÜLLER)	-	0,35( 94) +	0,24 ( 94)
<b>OLIGOCHAETA</b>			
Tubifex spec.	0,94 (100)	0,06( 94)	0,01 ( 33)
Edukemius benedeni UDEKEM	0,01 ( 25)	0,12(100)	0,17 (100)
<b>CRUSTACEA</b>			
Bathyporeia sarsi (SARS)	-	0,01( 6)	
Idothea balthica (PALLAS)	-	0,01( 6)	
Jaera spec.	-	0,01( 6)	
Carcinus maenas L.	-	0,01( 6)	0,02 ( 6)
Corophium volutator (PALLAS)	0,08 ( 38)	-	
Crangon crangon L.	-	0,01( 6)	0,02 ( 6)
<b>INSECTA</b>			
Dipterenlarve	0,02 ( 44)	-	-

Das Seegras-Watt hat mit dem Arenicola-Watt und der Nereis-Corophium-Zone gemeinsame Arten. Für viele Tierarten des Watts verläuft eine untere bzw. obere Ausbreitungsgrenze durch das Seegras-Watt. So kommen Arenicola marina, Cerastoderma edule und Scoloplos armiger nicht auf Wattgebieten vor, die eine kürzere Wasserbedeckungszeit haben als das Seegras-Watt. Während Littorina jugosa und Pygospio elegans im Untersuchungsjaar nicht über den Seegrasbiotop hinaus in tieferen Wattgebieten anzutreffen waren. Ein Großteil der Arten kommt jedoch in allen drei Gebieten vor, wenn auch mit zum Teil unterschiedlicher Populationsdichte.

Nimmt man an einem Standort mehrere Proben, so erhält man mit jeder Probe unterschiedlich viele Arten. Trägt man die gefundenen Artenzahlen der Proben kumulativ gegen die Zahl der Proben auf, dann erhält man Kurvenbilder, die nach einer gewissen Anzahl Proben keinen Zuwachs an Arten mehr zeigen. In einem solchen Fall ist die Artenkapazität eines Biotops, die mit der angewandten Methodik erfaßt werden kann, erreicht (Abb.8).

Die höchste Artenkapazität zeigt das Seegras-Watt. Der Grund für den Artenreichtum liegt auf der einen Seite im Vorkommen spezifischer Phytalformen, andererseits auch in der Überlagerung der Vorkommensgrenzen von Arten des flachen Watts mit solchen aus dem tieferen Watt (Randeffekt, Abb 9). Die Artenzahl in der Nereis-Corophium-Zone ist sehr viel geringer, während das Arenicola-Watt Werte zwischen denen im Seegras-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone aufweist.

Betrachtet man die mittlere Artendichte pro Flächeneinheit, so entdeckt man für das Frühjahr in allen Zonen recht ähnliche Werte (Abb 10 ). Zu Beginn des Sommers sinken die Artenzahlen am stärksten in der Nereis-Corophium-Zone, gefolgt von dem Seegras-Watt und dem Arenicola-Watt. Mit Ausnahme des Seegras-Watts steigen die Artenzahlen der anderen Standorte während des Sommers wieder an. Die ersten Stürme lassen danach die Kurve für das Arenicola-Watt besonders stark abfallen,

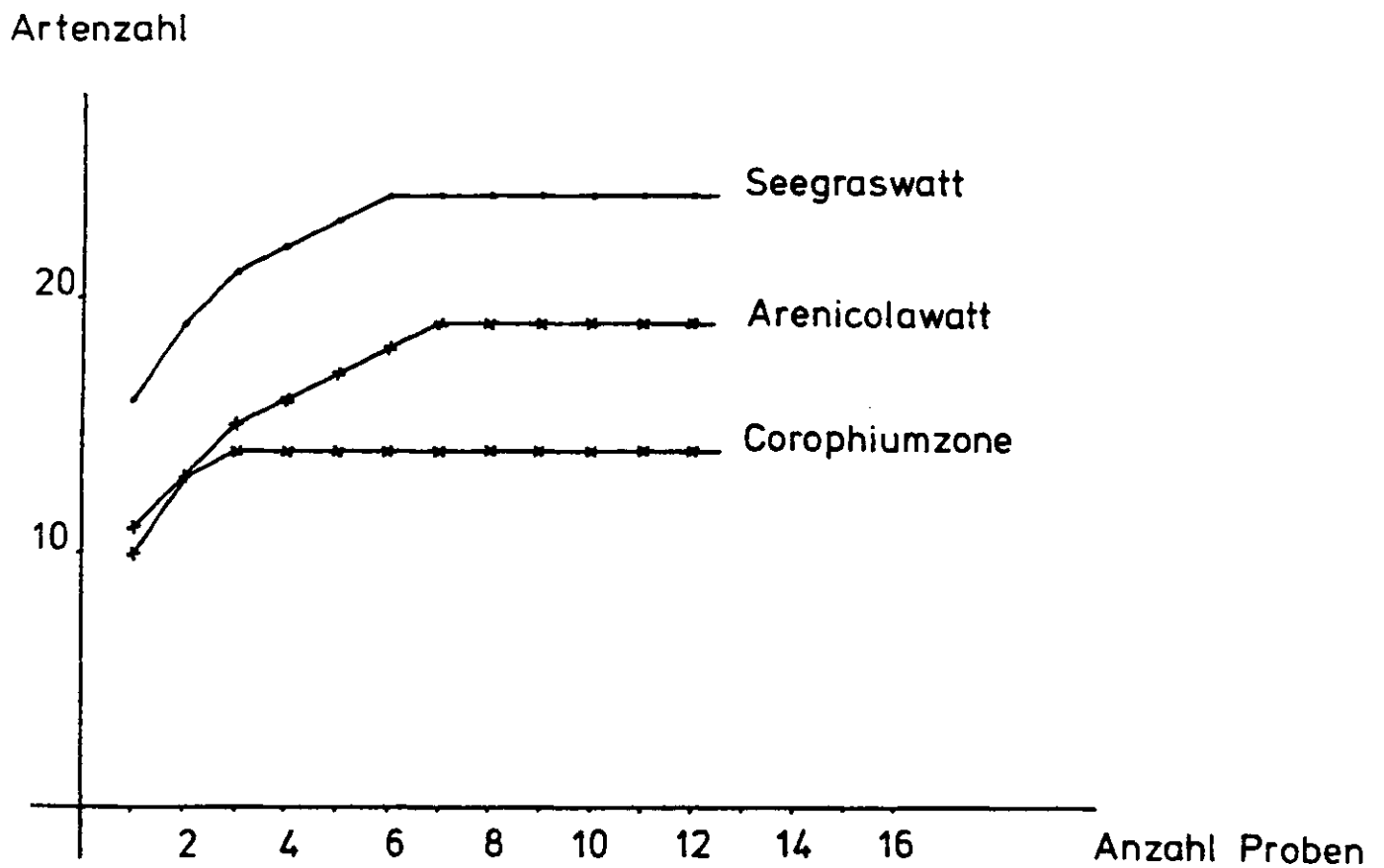


Abb.8 Beziehungen der Artenzahl zur Anzahl Proben im Arenicola-Watt, Seegras-Watt und Nereis-Corophium-Zone. Waagerechter Kurvenverlauf deutet auf die vollständige Erfassung der in der Assoziation vorhandenen Arten.



## Artenzahl

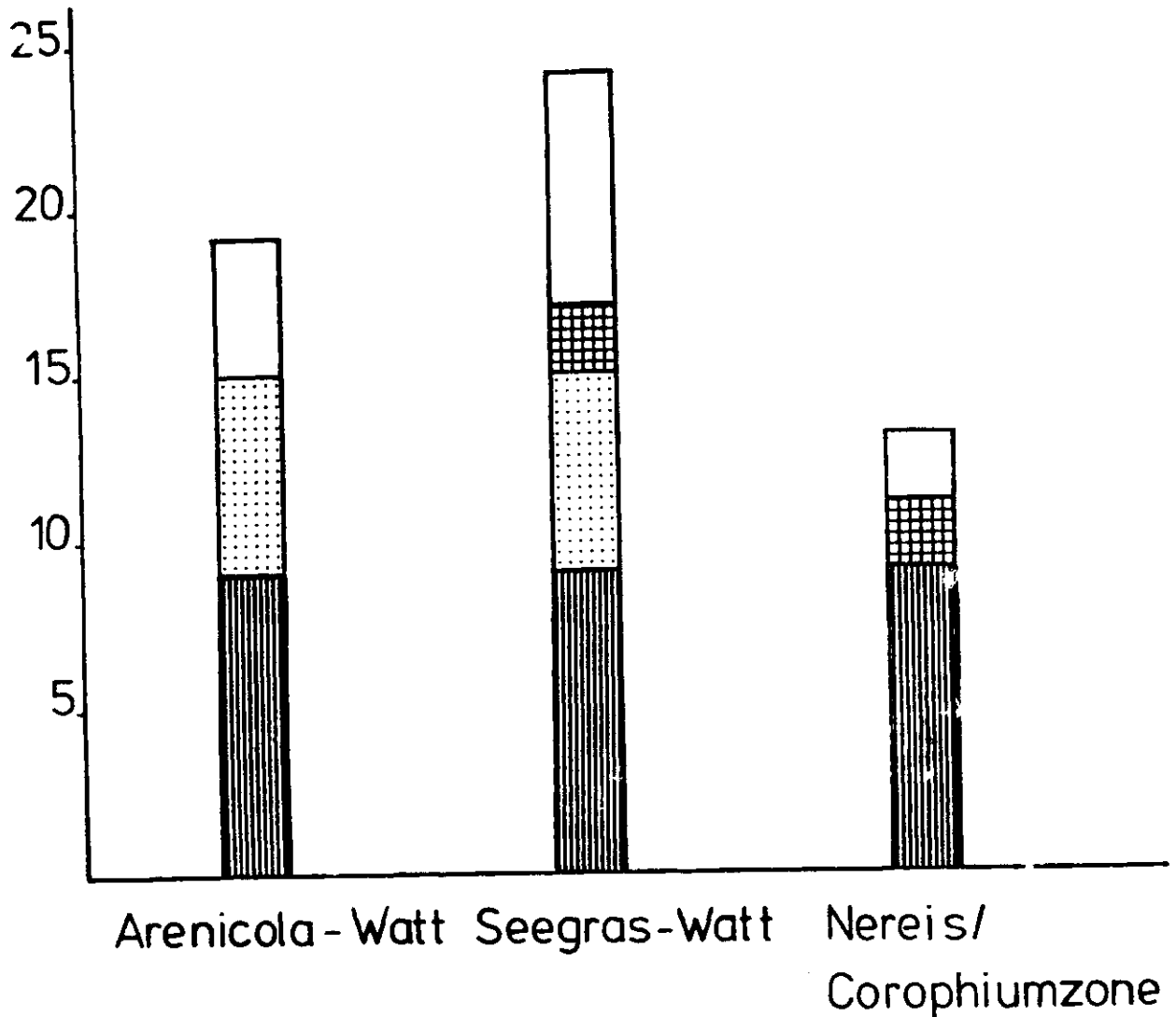


Abb. 9 Beziehungen des Artenspektrums im Seegras-Watt zu den benachbarten Assoziationen (Erhöhung der Artenzahl durch Randeffekte). Arten, die in mehreren Assoziationen vorkommen: (punktiert) im Seegras-Watt und Arenicola-Watt, (kariert) im Seegraswatt und der Nereis Corophium-Zone, (senkrecht liniert) in allen drei Assoziationen, (weiß) auf eine Assoziation beschränkt.

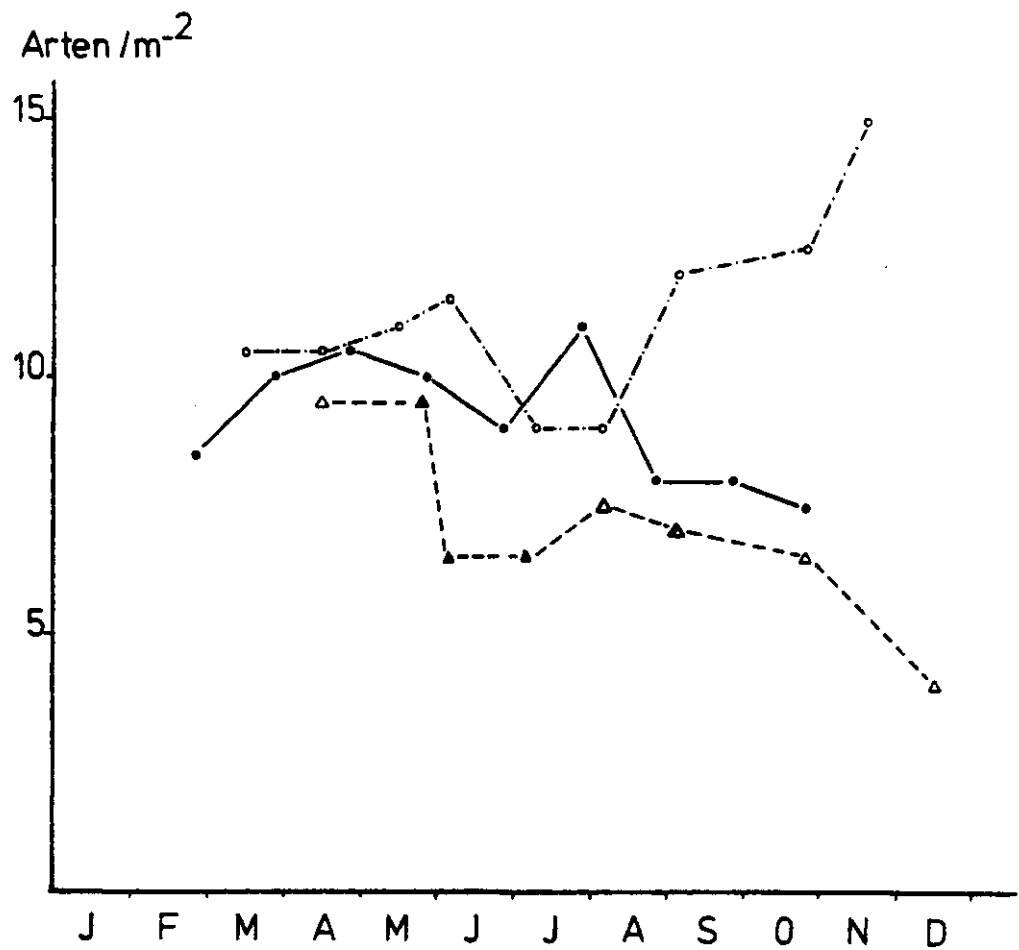


Abb.10 Artendichte (Arten m<sup>-2</sup>) im Jahresverlauf. Arenicola-Watt ( • ); Seegras-Watt ( ◦ ); Nereis-Corophium-Zone ( Δ ). ( Die mittlere Artendichte wurde aus dem Mittelwert der Artenzahl der Hell- und Dunkelglocken bestimmt ).

während in der geschützteren Nereis-Corophium-Zone nur wenige Arten verschwinden. Bis zum Winter sinkt dann in diesen beiden Zonen die Artendichte weiter ab. Das Seegras-Watt erfährt von August an bis in den späten Herbst eine Zunahme des Artenbestandes. Möglicherweise wirken sich hier die Zosterapflanzen, die im Spätsommer ihr Entwicklungsmaximum erreicht haben, stabilisierend auf den Lebensraum aus.

## 2.2 TROPHISCHE STRUKTUR DER UNTERSUCHTEN ASSOZIATIONEN

Als potentielle Nahrungsquelle für die Makrofauna kommt sowohl lebendes organisches Material (Bakterien, Mikroflora, Mikrofauna, andere Makrofauna) als auch totes Material (Detritus, Pflanzen, Tiere, Faeces und Pseudofaeces) in Frage. Diese Nahrungsquellen sind für die Makrofauna von unterschiedlichem Nutzen, je nach ihrem Energiegehalt, ihrer Aufschließbarkeit und der im Ökosystem vorhandenen Menge. Das Nahrungsangebot ist an der Grenzfläche Sediment/Wasser im Vergleich zu den übrigen Nahrungsräumen besonders reich, da alle Arten der Nahrung hier in der höchsten Konzentration anzutreffen sind. Die Grenzfläche Sediment/Wasser ist daher der bevorzugte Nahrungsraum in allen drei Gemeinschaften. Im Arenicola-Watt nutzen 15, im Seegras-Watt 18 und in der Nereis-Corophium-Zone 13 Arten diesen Raum. Im Innern des Sediments suchen dagegen nur wenige Arten nach Nahrung.

Das freie Wasser hat im relativ lange überfluteten Arenicola-Watt seine größte Bedeutung als Nahrungsraum. Die Arten, die aus dem freien Wasser ihre Nahrung beziehen können, machen hier ein Viertel der Makrofaunabiomasse aus. Im Seegras-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone entfallen nur 10 bzw. 15 % auf solche Arten.

Auch der Oberflächenanteil an der Wasseroberfläche ist ein besonders nahrungsreicher Raum (TAGUCHI und NAKAJIMA, 1971), der von Hydrobia ulvae als einziger Makrofaunaart genutzt werden kann. Der Anteil der Arten, die nur in einem Raum Nahrung suchen, ist im Seegras-Watt am größten und in der Nereis-Corophium-Zone am geringsten. An allen Standorten überwiegen an Biomasse die

Arten, die mehrere Nahrungsräume nutzen können.

Fast alle Arten der untersuchten Gemeinschaften müssen als weitgehend omnivor angesehen werden. Sie nehmen tote und lebende organische Substanz als Nahrung auf. Tiere, die in einem Nahrungsraum Nahrung suchen, können noch nach der Art der Nahrungsaufnahme unterschieden werden. Im Arenicola-Watt leben die meisten Arten als Sedimentfresser (vgl. Abb 11 ). Einige Arten sind auf diese Nahrungsaufnahme beschränkt (Scoloplos armiger, Edukemius benedenii und Capitella capitata). Hydrobia ulvae kann außerdem als Weidegänger Nahrung suchen. Macoma balthica und Arenicola marina können zusätzlich Nahrungspartikel aus dem freien Wasser filtrieren. Reine Filtrierer sind Mya arenaria und Cerastoderma edule. Räuberisch leben in dieser Zone Anaitides mucosa, Eteone longa, Carcinus maenas und Crangon crangon.

Im Seegras-Watt ist die Artenzahl unter den Sedimentfressern ebenfalls am höchsten (vgl. Abb 11). Die Zahl der Weidegänger ist höher als im Arenicola-Watt. Neben den bereits genannten Arten sind im Seegras-Watt eine Vielzahl räuberischer Formen zu finden, von denen Retusa obtusa und Amphiporus lactifloreus nur hier vorkommen. Von den Filtrierern ist hier außer den Formen der vorherigen Zone noch Mytilus edulis vorhanden.

Auch in der Nereis-Corophium-Zone leben die meisten Arten als Sedimentfresser, im Gegensatz zu den beiden anderen Zonen ist unter ihnen Tubifex spec. die dominante Art ( Abb 11). Als potentieller Filtrierer lebt hier der Polychaet Nereis diversicolor, der mit Hilfe einer Schleimröhre und einem selbst-erzeugten Wasserstrom Partikel aus dem freien Wasser fangen kann (HARLEY, 1950). Sonst hat Nereis eine mehr carnivore Lebensweise.

Die Mehrzahl der Arten einer Gemeinschaft sind auf eine Form der Nahrungsaufnahme festgelegt. Insgesamt 8 dieser Arten sind

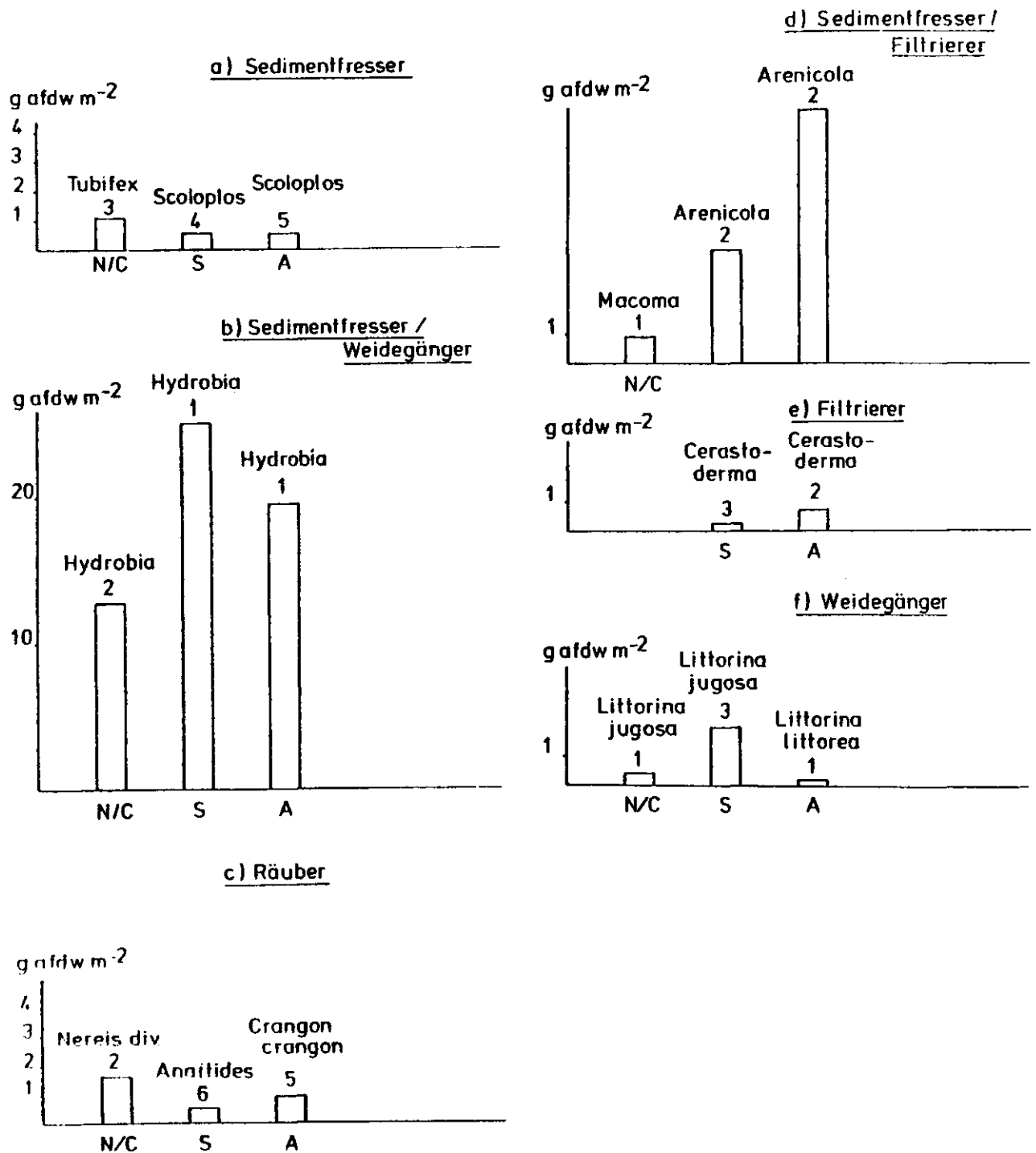


Abb.11 Biomasse der Makrofauna, geordnet nach Ernährungstypen (Sedimentfresser, Sedimentfresser-Weidegänger, Räuber, Sedimentfresser-Filtrierer, Filtrierer und Weidegänger). Zur besseren Charakterisierung ist für jede Gruppe die zugehörige Artenzahl (Zahl über der Säule) und die dominierende Art angegeben (Name über der Säule).

in der Nereis-Corophium-Zone vorhanden. Im Seegras-Watt und Arenicola-Watt überwiegen die Arten mit ausschließlich einer Form der Nahrungsaufnahme noch stärker. 17 bzw. 13 Arten zählen zu dieser Kategorie. An allen Standorten sind es 3 Arten, die zwischen zwei Formen der Nahrungsaufnahme wechseln können.

Bezogen auf die Biomasse überwiegen die Sedimentfresser. Der Anteil dieser Gruppe nimmt von der Nereis-Corophium-Zone zum Arenicola-Watt zu. Die Weidegänger bilden ebenfalls hohe Prozentsätze. Den größten Teil findet man im Seegras-Watt, gefolgt von der Nereis-Corophium-Zone und dem Arenicola-Watt. Die übrigen Gruppen nehmen in der Reihenfolge Filtrierer, Carnivore, Tentakelfänger ab. Der Biomasseanteil der Arten, die verschiedene Techniken der Nahrungsaufnahme ausführen können, überwiegt. Die Arten, die nur über eine Art der Nahrungsaufnahme verfügen, besitzen nur eine geringe Biomasse. Dennoch erreichen diese Tiere im Seegras-Watt höhere Biomassen als in der Nereis-Corophium-Zone und im Arenicola-Watt. Am stärksten prägen in der Ernährung flexible Arten die Makrofaunabiomasse im Arenicola-Watt, weniger stark in der Nereis-Corophium-Zone und im Seegras-Watt.

Charakteristischer als die Art der Nahrung und der Nahrungsaufnahme ist die Größe der aufgenommenen Partikel für eine Tierart. Von einer gewissen Größe an sind die lebenden und toten Partikel weitgehend tierischer Herkunft, so daß sich auf Grund der Größe der Nahrungspartikel die Tiere in vorwiegend herbivore Omnivore und vorwiegend carnivore Omnivore gliedern lassen.

Der Grad der Herbivorie bzw. Carnivorie richtet sich darüber hinaus nach der Zusammensetzung der Nahrung in den genutzten Nahrungsräumen.

Je nachdem, ob die Energie in einem Ökosystem direkt von den Primärproduzenten oder von toter organischer Substanz (Detritus)

über heterotrophe Saprophyten zu den herbivoren Konsumenten fließt, unterscheidet man eine Detritusnahrungskette von einer "grazing"-Nahrungskette.

Ökologisch bedeutend ist die Fähigkeit aller Formen, die Nahrung sowohl aus der "grazing"-Nahrungskette als auch aus der Detritusnahrungskette zu gewinnen. Im allgemeinen besitzt die "grazing"-Nahrungskette den Vorteil der besseren Nutzbarkeit der organischen Substanz, da im Vergleich weniger schlecht verwertbarer Detritus aufgenommen werden muß.

In den Betrachtungen über den Nahrungsraum und die Nahrungsaufnahme der untersuchten Arten wurde gezeigt, daß jede der überwiegend herbivoren Arten sowohl die grazing-Nahrungskette als auch die Detritus-Nahrungskette nutzt. Die Mehrzahl der Wattarten gehören also einem gemischten trophischen Niveau an. Die Zugehörigkeit zu einer der beiden Nahrungsketten ist jedoch für die Berechnung eines Energieflusses wichtig.

Um die Bedeutung der beiden Nahrungsketten für die Makrofaunagemeinschaften darzustellen, müssen die Anteile der Primärproduzenten und der Bakterien am Nahrungsangebot bekannt sein. Bei einem Vergleich der drei Gemeinschaften überwiegen die Anfangsglieder der "grazing"-Nahrungskette im Nahrungsangebot. Wenn statt der Biomasse in g Kohlenstoff der Kaloriengehalt pro Flächeneinheit als Basis gewählt wird, wird das Übergewicht der "grazing"-Nahrungskette noch mehr betont, da jetzt die Nutzbarkeit der Nahrungsquellen berücksichtigt wird. Stellt man dem Nahrungsangebot der einzelnen Nahrungsräume die Anteile der Biomasse der Makrofauna gegenüber, die den jeweiligen Nahrungsraum nutzt, dann ist der Grenzraum Sediment/Wasser in allen drei Gemeinschaften sowohl der Raum mit dem höchsten Anteil an Primärproduzenten am Nahrungsangebot als auch der Raum, der von der höchsten Biomasse der Konsumenten innerhalb der Gesamtgemeinschaft genutzt wird.

Daraus läßt sich schließen, daß qualitativ die "grazing"-Nahrungskette eine höhere Bedeutung hat als die Detritusnahrungskette.

Quantitative Unterschiede der Bedeutung beider Nahrungsketten ergeben sich jedoch erst bei Betrachtung der Produktion und des Energieflusses der Gemeinschaften.

### 2.3 GRÖßENSPEKTRUM, POPULATIONSDICHTE UND BIOMASSE

Die Größe der Tiere in den untersuchten Makrofaunagemeinschaften reicht von 0,0001 g bis etwa 0,5 g Trockengewicht. Dabei zeigt die Verteilung der Biomasse auf einzelne Größenklassen an, für welche Größenbereiche besonders günstige Siedlungsbedingungen herrschen. Außerdem läßt sich daraus erkennen, welche Größenklassen den Energiefluß hauptsächlich kontrollieren.

Ein Vergleich der drei untersuchten Standorte verdeutlicht, daß die Breite des Größenspektrums von der Nereis-Corophium-Zone über das Seegras-Watt bis zum Arenicola-Watt hin ansteigt, und daß die Möglichkeit für die Besiedlung durch größere Formen mit zunehmender Wasserbedeckung günstiger wird. Nicht nur maximale Individuengröße steigt vom Corophiumwatt über das Seegras-Watt an, sondern auch die Zunahme der Biomasse pro Größenklasse. Den größten Anteil an der Gesamtbiomasse an allen drei Standorten haben jedoch kleine Formen mit einem Individualgewicht von 0,00018 g (Abb.12). Bei der Größenklasse 0,003 g ergibt sich ein auffälliges Minimum des Vorkommens, d.h. Tiere dieser Größenkategorie treten an allen Standorten selten auf.

Ordnet man die Arten nach der Art ihrer Nahrungsaufnahme, so besetzen Formen, die dem gleichen Nahrungstyp angehören, einen bestimmten Größenbereich innerhalb der Gemeinschaften (Abb 13). Das Maximum der Biomasseentfaltung liegt bei den Sedimentfressern und kleinen substratfressenden Weidergängern, während Filtrierer, Weidegänger und potentiell filtrierende Substratfresser häufiger höhere Körpergewichte aufweisen. Außer den Größenspektren sind weitere Eigenschaften



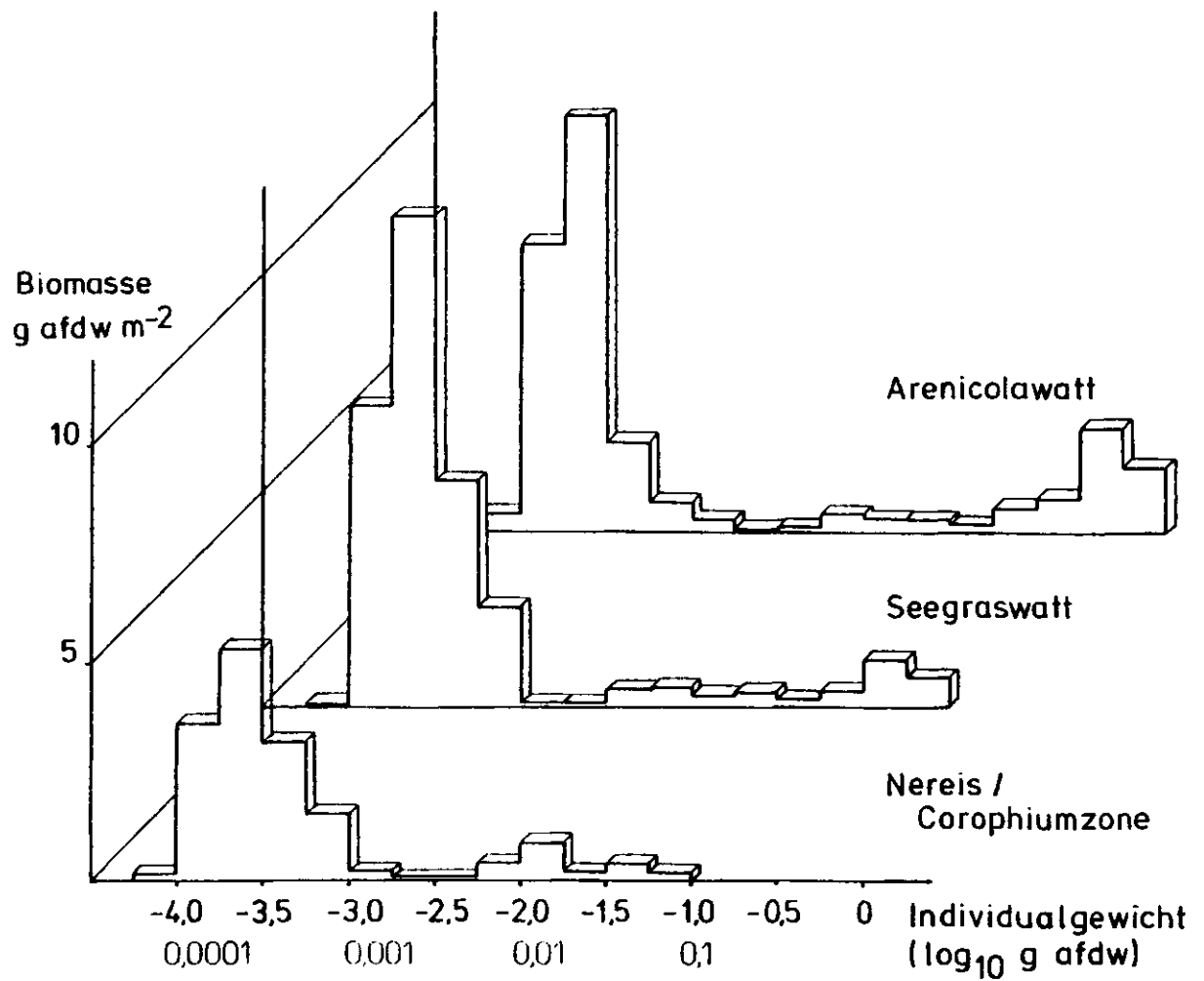


Abb.12 Größenspektrum der Makrofauna in den untersuchten Assoziationen (Arenicola-Watt, Seegras-Watt, Nereis-Corophium-Zone)

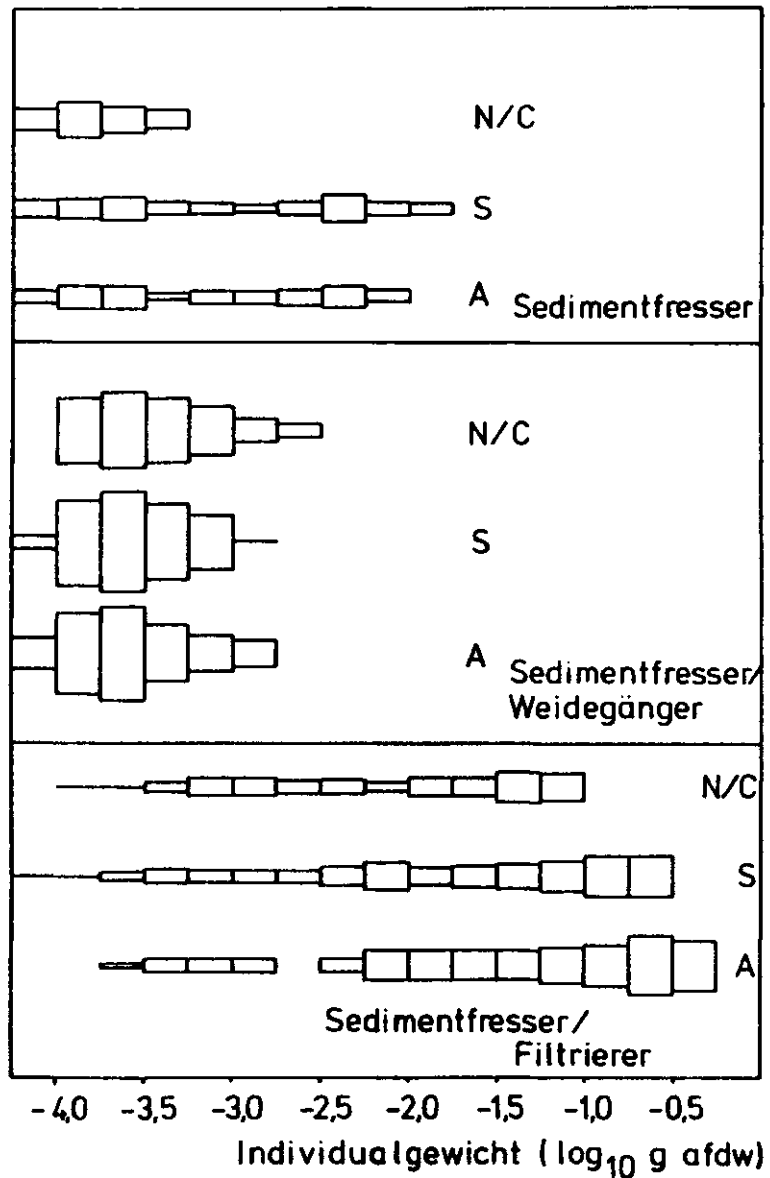


Abb. 13 Größenspektrum von Gruppen mit gleicher Nahrungsaufnahme (Sedimentfresser; Sedimentfresser-Weidegänger; Sedimentfresser-Filtrierer) Filtrierer; N/C = Nereis-Corophium-Zone; S = Seegras-Watt; A = Arenicola-Watt. Ein Würfel =  $\sqrt[3]{n}$ ,  $n$  = Biomasse. Würfel von 6 mm Höhe, entspricht einer Biomasse von 1 g af dw.

der Populationen, wie Populationsdichte, die Verteilung der Populationen im Raum, zeitliche Fluktuationen, Wachstumsform und Verteilung der Altersgruppen wichtige Charakteristika für die Struktur von Lebensgemeinschaften. Die Populationsdichte, als Maß für die Größe der Population pro Flächeneinheit, kann durch die Individuenzahl oder Biomasse pro Flächeneinheit angegeben werden (vgl. Abb. 14).

Die meisten Arten der untersuchten Gemeinschaften weisen geringe Populationsdichten auf, die (in Biomasse ausgedrückt) bei einigen Formen Werte bis zu mehreren Gramm ergeben kann. Gering ist der Anteil an dicht siedelnden Formen im Arenicola-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone. Hier erreichen vier Arten eine Siedlungsdichte von mehr als einem Gramm pro m<sup>2</sup>, im Seegraswatt sind es maximal 7. Die höchste Populationsdichte erreicht an allen Standorten die Wattschnecke Hydrobia ulvae. Die anderen Arten nehmen im Hinblick auf ihre Populationsdichte an den verschiedenen Standorten einen unterschiedlichen Rang ein (vgl. Tab.7). Von den neun Arten, die allen 3 Standorten gemeinsam sind, treten nur 4 an allen 3 Standorten in größerer Dichte auf. Die anderen 5 Arten zeigen entweder allgemein oder an mindestens einem der Standorte eine geringe Konstanz (Tab 4 a). So hat Anaitides mucosa in der Nereis-Corophium-Zone eine geringe Konstanz, in dem Seegras-Watt zeigt er fleckhaftes Auftreten und im Arenicola-Watt zeichnet er sich durch eine relativ gleichmäßige Besiedlungsdichte aus. Capitella capitata und Edukemius benedenii haben ebenfalls in der Nereis-Corophium-Zone eine geringe Konstanz, sind aber im Seegras-Watt und Arenicola-Watt gleichmäßig und in ähnlicher Populationsdichte anzutreffen. Die Mollusken Littorina littorea und Mya arenaria zeigen allgemein eine geringe Konstanz . Die 4 übrigen Arten sind an allen Standorten gleichmäßig verteilt. Die Populationsdichte von Hydrobia ulvae ist in der Nereis-Corophium-Zone signifikant geringer als im Seegras-

TABELLE 4 a Rangfolge der 10 wichtigsten Makrofaunaarten in 3 verschiedenen Wattgemeinschaften  
geordnet nach der Populationsdichte (mittlere Populationsdichte  $m^{-2}$  in g afdw )

Rang	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Zone
1	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>
2	<i>Arenicola marina</i>	<i>Arenicola marina</i>	<i>Nereis diversicolor</i>
3	<i>Macoma balthica</i>	<i>Littorina jugosa</i>	<i>Tubifex costatus</i>
4	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Macoma balthica</i>
5	<i>Eteone longa</i>	<i>Scoloplos armiger</i>	<i>Eteone longa</i>
6	<i>Scoloplos armiger</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Corophium volutator</i>
7	<i>Edukemius benedeni</i>	<i>Anaitides mucosa</i>	<i>Littorina jugosa</i>
8	<i>Anaitides mucosa</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Pygospio elegans</i>
9	<i>Capitella capitata</i>	<i>Edukemius benedeni</i>	Diphtherenlarven
10	<i>Nephtys hombergi</i>	<i>Capitella capitata</i>	<i>Edukemius benedeni</i>

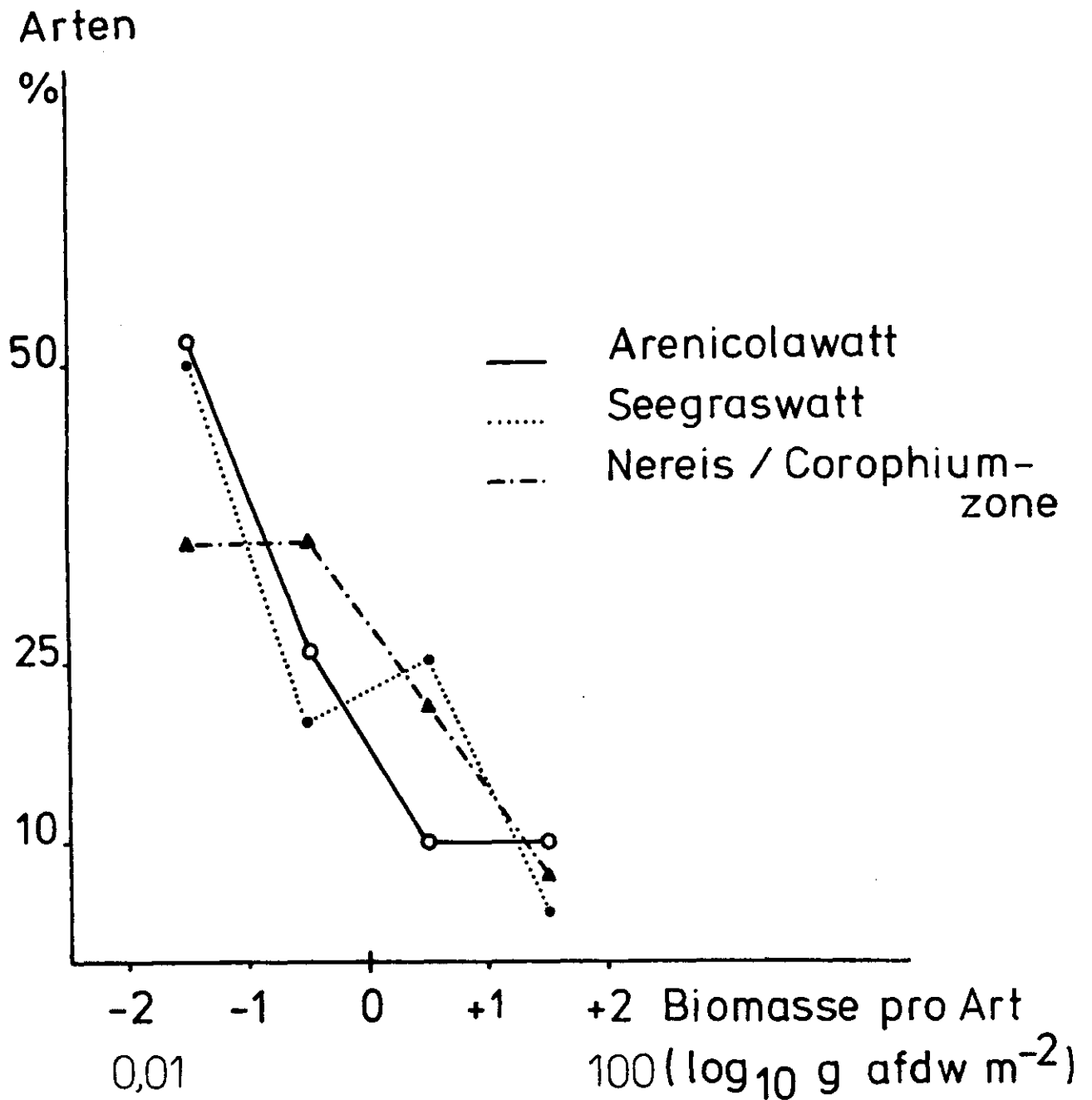


Abb.14 Artenzahl und Populationsdichte in den untersuchten Assoziationen. Dargestellt ist der Anteil Arten an der Gesamtartenzahl, der jeweils eine bestimmte Populationsdichte (in der Biomasse pro Art) einnimmt. Die meisten Arten weisen eine geringe Populationsdichte auf.

und Arenicola-Watt. Die Populationsdichte von Eteone longa und Tubifex spec. ist in der Nereis-Corophium-Zone dagegen höher als in den anderen Gebieten. Nur Macoma balthica zeigt in allen drei Zonen die gleiche Besiedlungsdichte.

#### 2.4 DOMINANZ UND DIVERSITÄT

Unter den Makrokonsumenten einer Gemeinschaft bestimmen meistens relativ wenige Arten den Energiefluß und beeinflussen so die Umwelt aller anderen Organismen. Der Grad, in dem die Dominanz in einer oder mehreren Arten konzentriert ist, läßt sich durch einen Dominanzindex ausdrücken. Nach dem Dominanzindex von SIMPSON (1949) ist  $c = \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2$ . Dabei ist  $n_i$  der Bedeutungswert für jede Art (z.B. Anzahl der Individuen, Biomasse, Produktion usw.), N stellt die Anzahl der Bedeutungswerte dar. Wenn die Dominanz in nur einer Art konzentriert ist, wird der Dominanzindex gleich 1,00.

Der hier verwendete Dominanzindex wurde auf der Basis der Biomasse berechnet (Abb 15). Am geringsten ist er im Arenicola-Watt. Hier sind mehr Arten mit hohen Bedeutungswerten vorhanden als in den übrigen Gemeinschaften. In der Nereis-Corophium-Zone sind die hohen Bedeutungswerte auf weniger Arten konzentriert. Den höchsten Dominanzindex innerhalb der drei Standorte zeigt das Seegras-Watt (Abb 17). Der Dominanzindex schwankt auch zeitlich. Besonders in der Zeit von April bis Juli liegen die Dominanzindices an allen Standorten unter dem Jahresmittel. Der Dominanzindex ist ein Maß für die Ungleichheit mit der ein Bedeutungswert auf die in einer Gemeinschaft vertretenen Arten verteilt ist. Daher verhält er sich umgekehrt proportional zum Index für Gleichmäßigkeit (evenness-Index) nach PIELOU (1966) :  $e = \frac{H}{\ln S}$ , wobei H der Index der Gesamtdiversität nach SHANNON WEAVER, und S die Artenzahl der Probe ist (Abb 16).

Die Biomasse der Makrofauna in der Nereis-Corophium-Zone ist am gleichmäßigsten unter den vorhandenen Arten verteilt,

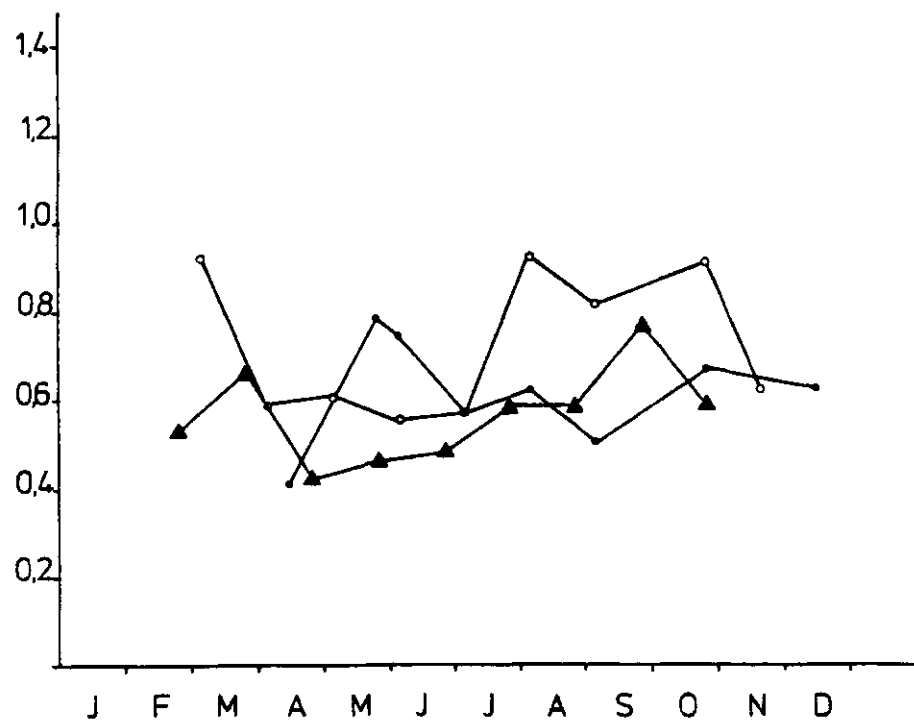


Abb.15 Veränderungen der Dominanz im Jahresverlauf im Arenicola-Watt (▲), im Seegras-Watt (○) und in der Nereis/Corophium-Zone (●). Als Maß für die Dominanz wurde der Dominanzindex  $c$  nach SIMPSON (1949) gewählt:  $c = \sum \left(\frac{n}{N}\right)^2$ ,  $n$  = Biomasse jeder Art,  $N$  = Gesamtbiomasse.



Abb.16 Index für "Ausgewogenheit" der Assoziationen (evenness index, PIELOU, 1966) im Jahresverlauf. Arenicola-Watt (▲), Seegras-Watt (•), Nereis-Corophium-Zone (◊). Die Berechnung erfolgte nach der Formel  $e = \frac{H}{\ln S}$ , wobei H der Shannon Weaver-Index ist (vgl. Abb.16) und S die Anzahl Arten.



gefolgt vom Arenicola-Watt und vom Seegras-Watt. An allen drei Standorten werden die hohen Dominanzindices durch die Art Hydrobia ulvae hervorgerufen. Diese Art prägt am stärksten die Gemeinschaft an den drei Standorten. Die oft gemachte Beobachtung, daß artenärmere Gemeinschaften eine höhere Dominanz der einzelnen Arten zeigen als artenreiche Gemeinschaften, trifft für die hier untersuchten Standorte nicht zu, denn in unserem Fall ist der artenreichste Standort, das Seegras-Watt, auch gleichzeitig der mit der höchsten Dominanz und der geringsten Gleichheit unter den Arten. Im allgemeinen werden bei der Berechnung der Diversität Abundanzwerte herangezogen. Dies führt zu einer starken Gewichtung der kleinen Organismen mit meist hoher Abundanz.

Bei der Verwendung der Biomasse als Berechnungsgrundlage werden dagegen die größeren Formen eines Systems stärker gewichtet als die kleinen. Die Biomasse ist auch bei Fragen zur Produktion und Energetik eines Ökosystems ein besserer Indikator als die Individuenzahl.

Als Ausdruck für die Mannigfaltigkeit eines Biotops wird die Diversität einer Gemeinschaft berechnet (Abb. 17).

Allgemein gebräuchlich ist dabei die Verwendung des Shannon Weaver Index, als Maß für die Gesamtdiversität:  $H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ . Der Shannon Weaver Index ist die Summe der Bedeutungswerte der einzelnen Arten multipliziert mit dem natürlichen Logarithmus dieser Bedeutungswerte. Als Bedeutungswert wurde in dieser Betrachtung die Biomasse gewählt.

Die höchste Diversität hat das Arenicola-Watt, gefolgt von der Nereis-Corophium-Zone. Das Seegras-Watt zeigt die kleinsten Diversitätsindices. Es zeigt sich wieder die Gleichmäßigkeit der Verteilung der Bedeutungswerte unter den Arten. Die ökologische Bedeutung der Dominanz und Diversitätsindices ist ungewiß, da man alle Glieder eines Systems numerisch gleich behandelt ohne Berücksichtigung von qualitativen Unterschieden.

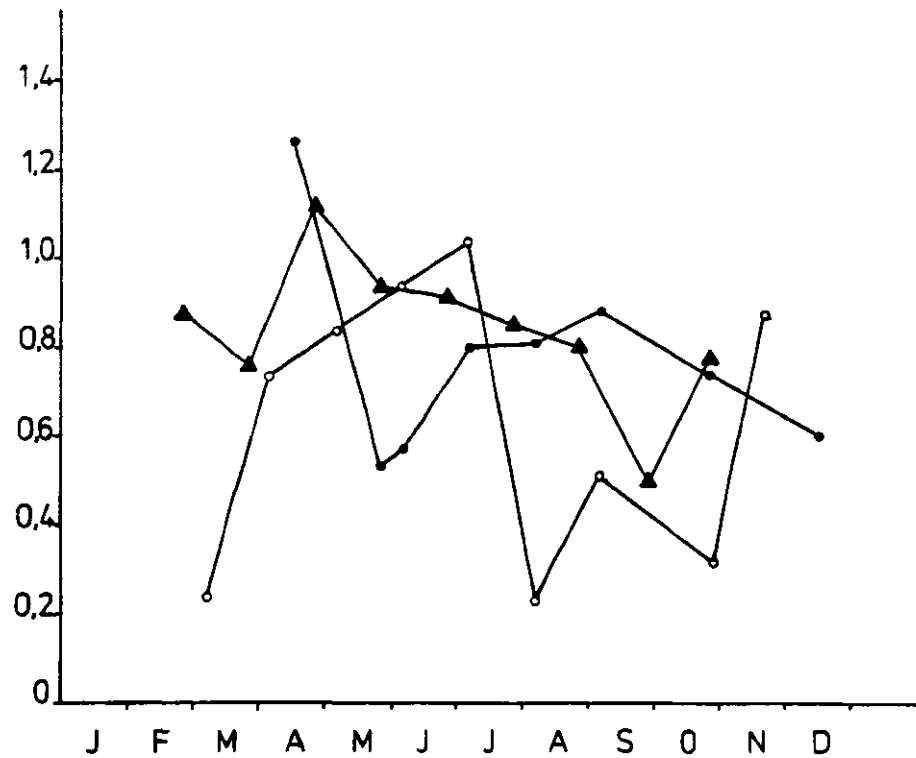


Abb.17 Veränderungen der Diversität im Jahresverlauf im  
Arenicola-Watt (▲), Seegras-Watt (•), Nereis-Corophium-  
Zone (◊). Als Maß für die Diversität wurde der Shannon Weaver  
Index (H) gewählt:  $H = -\sum \left(\frac{n}{N}\right) \cdot \ln\left(\frac{n}{N}\right)$  Biomasse jeder Art = n  
N= Gesamtbiomasse

#### IV FUNKTION DES ÖKOSYSTEMS

Die Aktivität einer ökologischen Komponente innerhalb eines Ökosystems ist am besten in Form des Energieflusses durch diese Komponente darstellbar. Der Energiefluß durch die trophische Stufe der Sekundärproduzenten kann nur als Summe aus der Sekundärproduktion und der Respiration der Sekundärproduzenten bestimmt werden. In dieser Arbeit wurden diese beiden Größen synchron an demselben Tiermaterial erfaßt. In den folgenden Kapiteln werden zunächst die Sekundärproduktion der drei untersuchten Gemeinschaften und deren Sauerstoffverbrauch behandelt. Dabei werden sowohl die Jahresproduktion der Makrofaunagemeinschaften als auch die jahreszeitlichen Veränderungen der monatlichen Produktion behandelt. Um die Bedeutung der verschiedenen Nahrungsketten im Biotop zu erfassen, wird versucht, die Gemeinschaftsproduktion der grazing- und der Detritusnahrungskette zuzuordnen.

In den Kapiteln zum Gemeinschaftsstoffwechsel wird die Rolle der Makrofaunagemeinschaft im Sauerstoffhaushalt erläutert. Grundlage für diese Betrachtungen sind in situ Messungen des Gesamtsauerstoffverbrauchs und seiner Veränderungen im Jahresgang kombiniert mit Freilandmessungen der biologischen und chemischen Sedimentaktivität. Der in situ-Sauerstoffverbrauch der Makrofauna wurde als Differenz dieser Größen berechnet und außerdem im Labor direkt gemessen.

Ziel der Messungen zur Sekundärproduktion und zur Respiration der Makrofaunagemeinschaft ist es, den Energiefluß zu bestimmen. Die saisonalen Veränderungen des Energieflusses werden für jede Gemeinschaft beschrieben und die Anteile von Sekundärproduktion und Respiration diskutiert.

#### 1. DAS ARENICOLA-WATT

##### 1.1 SEKUNDÄRPRODUKTION

Die Jahresproduktion der Makrofauna beträgt im Arenicola-Watt

$50 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ . Bei einer mittleren Biomasse von  $27 \text{ g m}^{-2}$  wird ein P/B-verhältnis von 1,83 erreicht.

Im Arenicola-Watt repräsentieren Hydrobia ulvae, Arenicola marina, Macoma balthica und Scoloplos armiger 96% der gesamten Makrofaunabiomasse. Die Summe der Produktion dieser vier Arten beträgt  $48 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ . Das Verhältnis von Produktion zu Biomasse beträgt 1.83.

Für die restlichen Arten der Gemeinschaft, die eine Biomasse von rund  $1 \text{ g m}^{-2}$  bilden, ergibt sich unter Annahme des gleichen P/B-Verhältnisses eine Jahresproduktion von fast  $3 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  (Abb 18 d).

Etwa die Hälfte der Produktion entfällt auf Hydrobia ulvae, ein Drittel auf Arenicola marina und der Rest auf die anderen Arten. Im jahreszeitlichen Verlauf ergeben sich erhebliche Schwankungen (Abb 18 a). Doch außer in der Zeit von April bis Mai und von Juli bis August dominiert stets Hydrobia ulvae. Von April bis Mai hat Macoma balthica den höchsten Produktionsanteil und zwischen Juli und August nimmt Arenicola die höchste Stelle ein.

Die Gesamtproduktion der Makrofaunagemeinschaft erreicht im Frühjahr von April bis Mai ihr Maximum (Tab 5). Fast die Hälfte der gesamten Jahresproduktion wird in dieser Zeit erreicht. Negative Produktionswerte treten im Winter Ende Februar bis Ende März auf. Auch im Hochsommer (Juli/August) ist die Makrofaunaproduktion niedriger. Zum Herbst steigen die Produktionswerte wieder etwas an.

Tab. 5 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Monat im Arenicola-Watt

Monate	F/M	M/A	A/M	J/J	J/A	A/S	S/O	
Sekundär- produktion								
$\text{g afdw m}^{-2} \text{M}^{-1}$	-0,11	5,59	23,00	7,49	5,63	1,99	3,10	3,52
$\text{g C m}^{-2} \text{M}^{-1}$	-0,06	3,28	13,53	4,41	3,31	1,17	1,82	2,07
% Jahres- produktion	-0,2	11,1	45,8	14,9	11,2	4,0	6,2	7,0

Berücksichtigt man die Verfügbarkeit der unterschiedlichen Nahrung der Makrofauna, so kann man die Jahresproduktion nach der Zugehörigkeit zur "grazing"-Nahrungskette und zur Detritusnahrungskette einteilen ( Tab. 6 ). Nach dem Vorkommen der Nahrung wird im Arenicola-Watt für die Grenzfläche Sediment/Wasser ein Biomasseverhältnis von Mikrophytobenthos zu Bakterien von 72 % : 28 % ermittelt (vgl. Kapitel : Ökologische Komponenten und trophische Struktur ). Geht man davon aus, daß Mikrophytobenthos und Bakterien im Verhältnis ihres Angebotes von der Makrofauna aufgenommen werden, läßt sich auch die Produktion von Substratfressern und Weidegängern berechnen. Besitzen die Tiere die Fähigkeit, durch Filtration auch die pelagische Primärproduktion auszunutzen, dann bildet das Nahrungsvorkommen ein Verhältnis von Phytoplanktonbiomasse zu Mikrophytobenthos wie 3: 70: 27 % und die Produktion kann in diese drei Einheiten geteilt werden. Eine solche Einteilung gibt einen relativen Schätzwert zur Bedeutung der einzelnen Nahrungsketten zur Erhaltung der Sekundärproduktion. Unter Annahme, daß die Nahrungsressourcen im Verhältnis ihres Angebotes von der Makrofauna genutzt werden ( Tab. 6 ), wird der größte Teil der Produktion im Arenicola-Watt aus der "grazing"-Nahrungskette gewonnen ( 72 % ), wobei 68% der Sekundärproduktion durch die benthische Primärproduktion aufgebaut wird und 4 % durch die Primärproduktion des Phytoplankton. Die Bedeutung der Detritusnahrungskette ist nach den obigen Betrachtungen in der untersuchten Gemeinschaft geringer, da nur 26 % der Sekundärproduktion auf diese Nahrungsquelle aufbauen. Räuberische Organismen sind zu etwa 2 % an der Produktion des Makrozoobenthos beteiligt. Die genannten Berechnungen beziehen sich auf ein Jahr als Basis. Die Produktion wird in der Regel von Tieren verschiedener Altersgruppen verursacht. Die Hauptproduktion ist durch das Wachstum der einjährigen Jungtiere der Makrofauna insgesamt bedingt ( $29 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ ). Jungtiere der Nullgruppe erreichen nur  $11 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ , während ältere Tiere nur einen Anteil von 14 % an der Gesamtjahresproduktion besitzen.

Tabelle 6 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Jahr ( $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ) im Arenicola-Watt des Königshafens 1980 und Zuordnung zur grazing- und Detritusnahrungskette ( $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ).

Arten	Gesamtjahres- Produktion $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$	Sekundärproduktion einzelner Nahrungsketten			
		grazing-Nahrungskette			
		Benthos	Plankton	Detrituskette	Räuber
<i>Hydrobia ulvae</i>	21,35	15,42	-	5,93	-
<i>Littorina littorea</i>	0,07	0,07	-	-	-
<i>Cerastoderma edule</i>	1,01	-	1,01	-	-
<i>Macoma balthica</i>	9,28	6,49	0,30	2,49	-
<i>Lineus viridis</i>	0,02	-	-	-	0,02
<i>Arenicola marina</i>	15,02	10,50	0,49	4,04	-
<i>Anaitides mucosa</i>	0,22	-	-	-	0,22
<i>Capitella capitata</i>	0,05	0,04	-	0,01	-
<i>Eteone longa</i>	0,82	-	-	-	0,82
<i>Harmothoe sarsi</i>	0,02	-	-	-	0,02
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,02	-	-	0,02	-
<i>Nereis diversicolor</i>	0,001	-	-	-	0,001
<i>Nephtys hombergi</i>	0,04	-	-	-	0,04
<i>Scoloplos armiger</i>	0,53	0,38	-	0,15	-
<i>Tubifex costatus</i>	0,02	0,01	-	0,01	-
<i>Edukius benedeni</i>	0,31	0,22	-	0,09	-
Summe :	50,21	33,13	1,80	12,74	1,17

## 1.2 RESPIRATION

Die Makrofaunarespiration hat den höchsten Anteil am Gesamtsauerstoffverbrauch im Arenicola-Watt (vgl. Tab. 7).

Labormessungen ergaben einen Durchschnittswert von 18,59 ml  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot std^{-1}$ . Die in situ Respiration der Makrofauna wird als Differenz zwischen der Gemeinschaftsrespiration (Dunkelglocke) und der biologischen Atmung makrofaunafreier Sedimente erhalten. Im Durchschnitt beträgt der Atmungswert der Makrofauna im in situ-Experiment 16 ml  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot std^{-1}$ .

Tab. 7 Messungen der Makrofaunaatmung im Arenicola-Watt

Monate :	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Nach Labormessungen:									
Hellglocke	2,4	14,2	16,3	15,5	34,5	35,6	13,5	34,8	11,0
(ml $O_2 \cdot m^{-2} \cdot std^{-1}$ ) :									
Dunkelglocke									
(ml $O_2 \cdot m^{-2} \cdot std^{-1}$ ) :	1,6	6,3	20,8	19,8	18,4	30,5	14,0	22,7	8,1
Mittel aus Hell- und Dunkelglocke:	2,0	10,3	18,5	17,7	27,0	33,0	13,7	28,8	9,6
(vg.auch Abb.18 b)									
in situ Makrofauna- Atmung	1,6	4,0	18,5	19,0	24,4	26,6	14,2	22,4	9,0
(als Differenz zwischen Gesamtatmung und Atmung makrofauna- freier Sedimente)									

Tab. 8 Jahresgang des Gesamtsauerstoffverbrauchs im Arenicola-Watt  
(Freilandmessungen mit Dunkelglocke)

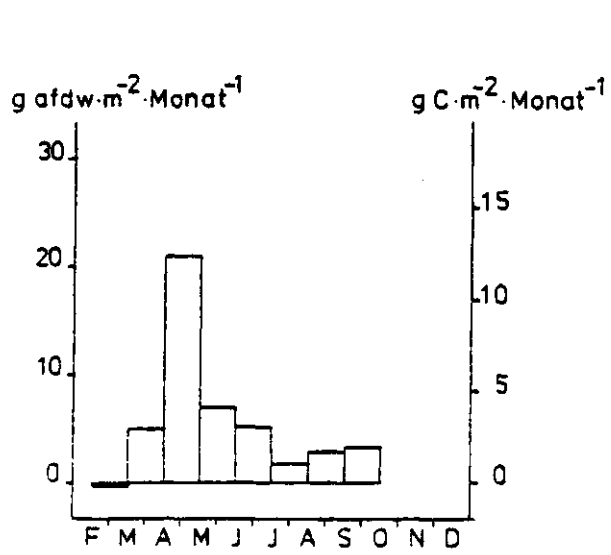
Monate :	F	M	A	M	J	J	A	S	O
ml $O_2 \cdot m^{-2} \cdot std^{-1}$	2,2	4,8	22,7	23,7	33,5	51,6	20,8	27,6	12,7

Im Mittel werden 85,6 % des Gesamtsauerstoffverbrauchs durch biologische Atmung verursacht. Auch die Gemeinschafts-

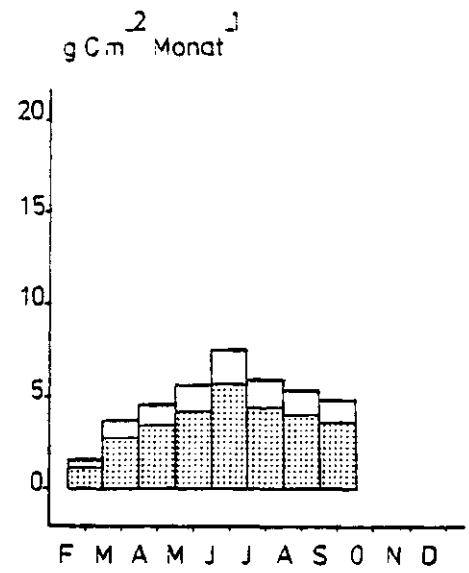
Tabelle 9 Biomasse (g afdw m<sup>-2</sup>, jährliches Mittel) und Respiration  
(ml O<sub>2</sub><sup>-2</sup> std.<sup>-1</sup>, jährliches Mittel) der Makrofauna im  
Arenicola-Watt

Arten	Biomasse		Respiration	
	g afdw.m <sup>-2</sup>	%	ml O <sub>2</sub> .m <sup>-2</sup> .std <sup>-1</sup>	%
<i>Hydrobia ulvae</i>	19,47	70,67	13,93	74,93
<i>Littorina littorea</i>	0,04	0,15	0,01	0,05
<i>Cerastoderma edule</i>	0,55	2,00	0,08	0,43
<i>Macoma balthica</i>	1,08	3,92	0,16	0,86
<i>Lineus viridis</i>	0,01	0,04	0,01	0,05
<i>Arenicola marina</i>	5,30	19,20	3,30	17,75
<i>Anaitides mucosa</i>	0,12	0,44	0,27	1,45
<i>Capitella capitata</i>	0,03	0,11	0,08	0,43
<i>Eteone longa</i>	0,45	1,63	0,07	0,38
<i>Harmothoe sarsi</i>	0,01	0,04	0,01	0,05
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,01	0,04	0,01	0,05
<i>Nereis diversicolor</i>	0,01	0,002	0,01	0,05
<i>Nephtys hombergi</i>	0,01	0,07	0,01	0,05
<i>Scoloplos armiger</i>	0,24	0,87	0,25	1,34
<i>Tubifex costatus</i>	0,01	0,04	0,03	0,16
<i>Eteuromus benedenii</i>	0,17	0,63	0,34	1,83
<i>Crangon crangon</i>	0,02	0,07	0,01	0,05
<i>Carcinus maenas</i>	0,02	0,07	0,01	0,05
	27,55	100,0	18,59	100,0

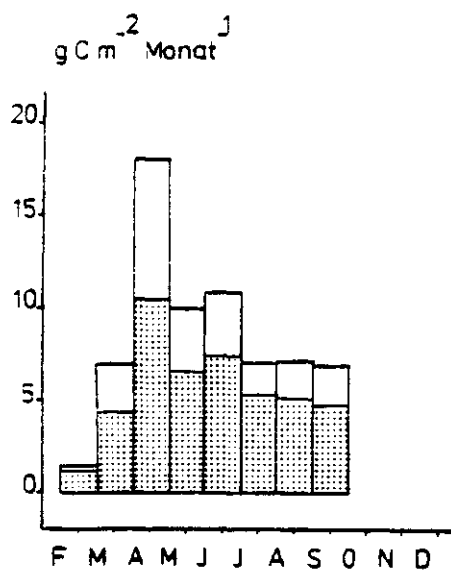




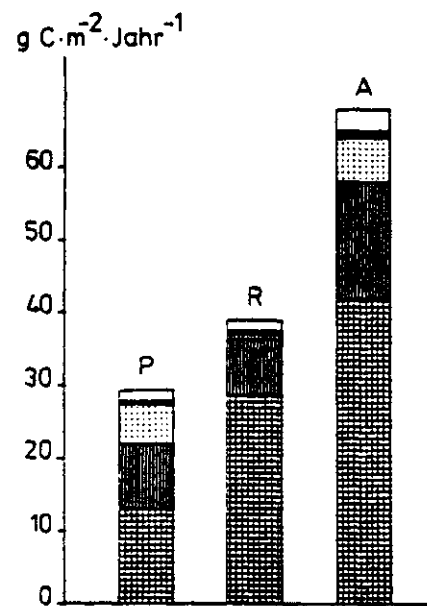
a



b



c



d

- Abb.18 a) Monatliche Sekundärproduktion der Makrofauna im Arenicola-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ .
- b ) Respiration der Makrofauna im Arenicola-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . Respiration während der Bedeckungszeit (schraffiert), während der Trockenzeit (weiß). (Die Respirationsrate während der Trockenzeit entspricht rd.0,4x der Respirationsrate während der Bedeckungszeit. Das Arenicolawatt hat eine durchschnittliche Bedeckungszeit von 6 Stunden pro Tag).
- c ) Energiefluß durch die Makrofauna im Arenicola-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . (Berechnet als Summe aus monatlicher Sekundärproduktion und monatlicher Respiration. Die Gesamtwerte beziehen sich auf den gesamten Gezeitenzyklus. Der schraffierte Teil der Säule bezieht sich auf die Bedeckungszeit).
- d ) Sekundärproduktion(P), Makrofaunarespiration (R) und Energiefluß(A) durch die Makrofauna pro Jahr ( $\text{g C m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ). Die Rolle der dominanten Formen wird separat aufgeschlüsselt: Anteil Hydrobia ulvae (kariert), Arenicola marina (senkrecht liniert), Macoma balthica (punktiert), Scoloplos armiger (schwarz), sonstige Makrofauna (weiß).

atmung zeigt bei hohen Temperaturen höhere Werte. Sie erreicht im Juli Werte bis  $44.17 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  und hat im Februar/März nur  $1.80 - 4.00 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Die biologische Atmung makrofaunafreier Sedimente macht nur einen kleineren Anteil an der Gemeinschafts- atmung aus. Er bewegt sich während der längsten Zeit des Jahres zwischen  $0.6$  und  $2.6 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Nur im Juli treten bei Temperaturen nahe  $20^\circ\text{C}$  Werte bis zu  $18 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  auf. Den Hauptteil dieser Atmung dürfen Bakterien und Mikrobenthos tragen.

Wie die Gesamtatmung zeigt auch die Makrofaunarespiration eine starke Temperaturabhängigkeit. Bei den Anteilen der einzelnen Arten an der Makrofaunarespiration fällt eine starke Abhängigkeit von den Biomasseanteilen auf ( Tab.9). Die - selben drei Arten, die in der untersuchten Gemeinschaft über  $94 \%$  der Biomasse repräsentieren, dominieren auch bei der Respiration. Der größte Teil des Sauerstoffverbrauches wird von Hydrobia ulvae veratmet. Erst danach folgen Arenicola marina und Macoma balthica. Die übrigen 18 Arten veratmen nur geringe Anteile.

### 1.3 ENERGIEFLUSS DURCH DIE MAKROFAUNA

Der Energiefluß durch die Makrofauna des Arenicola-Watts beträgt  $68,59 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$  (Abb.18 d). Von Februar bis März ist nur ein sehr geringer Energiefluß meßbar ( Abb. 18 c) (Tab.10). Im Laufe des Frühjahrs vermehrt sich der Energiefluß durch die wachsende Aktivität der Organismen. Von Mai an fallen die Werte etwas, halten sich jedoch bis zum Juli auf einem Niveau von etwa  $10 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$ . Während des Hochsommers bis Ende Oktober geht der Energiefluß zurück.

Tab.10 Energiefluß durch die Makrofauna des Arenicola-Watts im Jahresgang

Monate :	F/M	M/A	A/M	M/J	J/J	J/A	A/S	S/O
Energiefluß ( $\text{g C m}^{-2} \cdot \text{M}^{-1}$ )	1,49	6,92	18,10	10,04	10,88	7,07	7,18	6,91

Zwei Drittel des gesamten Energieflusses durch die Makrofauna-gemeinschaft entfallen auf die Art Hydrobia ulvae.

Der Produktionsanteil des Energieflusses beträgt im Jahres-mittel 43 %, der Respirationsanteil 57 %. Im Jahresverlauf schwanken diese Anteile stark. Im Frühjahr überwiegt die Produktion, im Sommer und Herbst die Respiration. Unter der Annahme, daß die Nahrungsquellen im Verhältnis ihres Angebotes aufgenommen werden, wird durch die "grazing"-Nahrungskette  $49 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ , durch die Detritusnahrungskette  $19,5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$  aufgenommen. Unter Berücksichtigung der Flächenausdehnung des Arenicola-Wattes (121,6 ha), beträgt der Wert der assimilierten Nahrungsmenge für die gesamte Gemeinschaft  $8,34 \times 10^7 \text{ gC} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ , entsprechend  $83 \text{ to C} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ .

## 2. DAS SEEGRAS-WATT

### 2.1 SEKUNDÄRPRODUKTION

Im Jahresmittel beträgt die Biomasse der Makrofauna  $30,14 \text{ g afdw m}^{-2}$  (Abb. 19 d). Die Gesamtproduktion erreicht  $48,22 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Daraus folgt ein P/B-Verhältnis von 1,60.

Durchschnittlich 93 % der gesamten Makrofaunabiomasse entfallen im Seegraswatt auf die Arten Hydrobia ulvae, Arenicola marina, Macoma balthica und Scoloplos armiger. Die Gesamtproduktion dieser vier Arten beträgt im Seegras-Watt  $44,76 \text{ g afdw m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$ . Bei einer mittleren Biomasse dieser Arten von  $28,02 \text{ g}$  folgt daraus eine P/B-Verhältnis von 1,60. Überträgt man das P/B-Verhältnis auf die restlichen Arten der Gemeinschaft, die zusammen eine Biomasse von  $2,15 \text{ g}$  besitzen, so ergibt sich daraus eine Jahresproduktion von  $3,46 \text{ g afdw}$  für diese Arten.

Der größte Produktionsanteil entfällt dabei auf Hydrobia ulvae (85 %), gefolgt von Arenicola marina (7 %) und Littorina jugosa (3 %). Die Rangfolge ändert sich nicht, wenn die monatlichen Produktionswerte zugrunde liegen.

Das Maximum der Gesamtproduktion der Makrofaunagemeinschaft wird in der Zeit zwischen März und April erreicht (Abb 19 a)

(Tab.11). Ein Drittel der gesamten Jahresproduktion wird in dieser Zeit gebildet. Während des Frühlings von Anfang März bis Anfang Juni sind bereits zwei Drittel der Jahresproduktion erreicht. Im Sommer sinkt die Produktion langsam und von Juni bis August wird das Minimum gemessen. Im Hochsommer steigt die Produktion an Biomasse wieder an. Von August bis Oktober werden ähnliche Werte wie im Arenicola-Watt gemessen.

Tab. 11 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Monat im Seegras-Watt

Monate	M/A	A/M	M/J	J/J	J/A	A/S	S/O	O/N
Sekundärprod.:								
g afdw m <sup>-2</sup> M <sup>-1</sup>	16.0	10.0	3.6	3.5	2.6	2.8	3.3	2.9
g C m <sup>-2</sup> M <sup>-1</sup>	9.7	6.2	2.4	2.3	1.8	1.9	2.2	1.9
% an Jahresproduktion	34.1	21.7	8.3	8.2	6.4	6.7	7.7	6.9

Um die Verfügbarkeit der einzelnen Nahrungsquellen für die Produktion zu berücksichtigen, werden die Verhältnisse der einzelnen Biomassen der Nahrungsquellen gebildet. Die Biomasse der Primärproduzenten wurde von R.ASMUS gemessen und die Bakterienbiomasse wurde nach den Sedimentcharakteristika (organische Substanz und Korngröße ) nach DALE (1974) berechnet.

Danach ergibt sich für das Seegras-Watt ein Verhältnis von Mikrophytobenthos zu Bakterien wie 74:26. Für Hydrobia ulvae bildet die Epiphytenbiomasse eine wichtige Nahrungsquelle, so daß eine Aufteilung im Seegras-Watt nach dem Verhältnis Mikrophytobenthos zu Epiphyten zu Bakterien wie 45:39:16 vorgenommen werden kann. Für die Arten, die sich von Plankton ernähren können, wird ein Verhältnis von 72:25:3 ermittelt.

Unter den genannten Voraussetzungen (Tab. 12) wird im Seegras-Watt ein noch größerer Teil der Nahrungsenergie für die Produktion aus der "grazing"-Nahrungskette gewonnen

Tabelle 12 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Jahr ( $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ) im Seegras-Watt des Königshafens 1980 und deren Zuordnung zur grazing- und Detritusnahrungskette (\*grazing-Epiphyten).

Arten	Gesamtjahres- Produktion $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$	Sekundärproduktion einzelner grazing-Nahrungskette		Nahrungsketten ( $\text{g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ) Produktion durch	
		Benthos	Plankton	Detritusnahrungskette	Räuber
<i>Hydrobia ulvae</i>	40,81	18,37 + 15,92*	-	6,52	-
<i>Littorina littorea</i>	0,19	0,10 + 0,09*	-	-	-
<i>Littorina jugosa</i>	1,20	0,64 + 0,56*	-	-	-
<i>Littorina obtusata</i>	0,02	0,01 + 0,01*	-	-	-
<i>Retusa obtusa</i>	0,001	-	-	-	0,001
<i>Cerastoderma edule</i>	0,43	-	0,43	-	-
<i>Macoma balthica</i>	0,66	0,48	0,02	0,17	-
<i>Mya arenaria</i>	0,72	-	0,72	-	-
<i>Mytilus edulis</i>	0,004	-	0,004	-	-
<i>Arenicola marina</i>	3,20	2,30	0,10	0,80	-
<i>Anaitides mucosa</i>	0,35	-	-	-	0,35
<i>Capitella capitata</i>	0,13	0,09	-	0,04	-
<i>Eteone longa</i>	0,05	-	-	-	0,05
<i>Scoloplos armiger</i>	0,09	0,07	-	0,02	-
<i>Pygospio elegans</i>	0,02	-	0,02	-	-
<i>Tubifex costatus</i>	0,10	0,07	-	0,03	-
<i>Edukemius benedenii</i>	0,19	0,14	-	0,05	-
<i>Bathyporeia sarsi</i>	0,001	-	-	-	0,001
<i>Idothea balthica</i>	0,0016	-	-	-	0,0016
sonst. Crustaceen	0,01	-	-	-	0,01
<i>Lineus viridis</i>	0,03	-	-	-	0,03
<i>Amphiporus lactifloreus</i>	0,01	-	-	-	0,01
Summe	48,22	22,27	16,58 1,29	7,63	0,45

(83 %), wobei 46% der Sekundärproduktion durch die benthische Primärproduktion, 34 % durch Epiphyten und 3 % durch die Primärproduktion des Phytoplanktons aufgebaut werden. Die Bedeutung der Detritusnahrungskette ist im Seegras-Watt entsprechend geringer (16 %).

## 2.2 RESPIRATION

Im Durchschnitt beträgt der Atmungswert der Makrofauna ( $S_M$ ) der Seegrasgemeinschaft nach Labormessungen  $19 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ std}^{-1}$ . Die Makrofauna nimmt von April bis Anfang Mai rasch zu (Tab.13). Der gemessene Sauerstoffumsatz im Mai stellt den maximalen Wert des Jahres dar. Im Laufe des Juni sinkt die Makrofaunaatmung trotz des Ansteigens der Wassertemperaturen. Die Ursache für die Verringerung der Atmung liegt in dem Rückgang der Biomasse der Makrofauna in dieser Zeit (Abb 19 b). Ab August nimmt die Biomasse der Makrofauna wieder zu und auch die Atmung erhöht sich. Im September erreicht sie einen ähnlichen Wert wie im Mai. Im Oktober ist der Atmungswert bezogen auf die Dunkelglocke nur klein, der auf die Hellglocke bezogene Wert liegt jedoch noch in ähnlicher Größenordnung wie im September. Auch im November können noch relativ hohe Werte gemessen werden.

Tab. 13 Messungen der Makrofaunaatmung im Seegras-Watt nach Labormessungen

---

Monate :		M	A	M	J	J	A	S	O	N
Hellglocke :		7,5	8,2	33,1	17,2	15,0	23,0	28,5	22,8	23,3
( $\text{ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ std}^{-1}$ )										
Dunkelglocke :		7,1	10,4	28,7	25,1	15,4	18,2	27,2	9,3	22,5
Mittel aus Hell-		7,3	9,3	30,3	21,2	15,5	20,6	27,9	16,0	22,9
und Dunkelglocke:										

---

Der im Freiland gemessene Gesamtsauerstoffverbrauch ( $S_t$ ) (Tab.14) zeigt im September das Maximum. Das Minimum wird im April gemessen. Der Gesamtsauerstoffverbrauch zeigt einen deutlichen

Jahresgang, der nicht allein durch die Temperatur geprägt ist.

Tab. 14 Jahresgang des Gesamtsauerstoffverbrauchs im Seegras-Watt

( Freilandmessungen mit Hilfe der Dunkelglocke )									
Monate	M	A	M	J	J	A	S	O	N
Gesamtsauerstoff- verbrauch Dunkelglocke ml O <sub>2</sub> .m <sup>-2</sup> .std <sup>-1</sup>	17,4	13,3	45,1	49,7	87,2	109,1	197,0	27,8	29,1

Die chemische Oxidation (Sc) ist bereits im Juni am höchsten mit 5.8 ml O<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.std<sup>-1</sup>, im März hat sie nur sehr niedrige Werte mit 0.2 ml O<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.std<sup>-1</sup>.

Der Anteil der biologischen Atmung an der Gesamtatmung ist höher als im Arenicola-Watt. Im Mittel werden 96 % des Gesamtsauerstoffverbrauchs durch biologische Atmung verursacht (Gemeinschaftsatmung). Im September werden Höchstwerte durch die Gemeinschaftsatmung erreicht, im April ist der Gasaustausch sehr viel geringer.

Die biologische Atmung makrofaunafreier Sedimente (S<sub>R</sub>) bewegt sich an den Tagen der in situ Experimente von 0.1 bis 7.6 ml O<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.std<sup>-1</sup> und erscheint damit höher als im Arenicola-Watt.

Die Differenz zwischen dem Gesamtsauerstoffverbrauch (S<sub>t</sub>) und der chemischen und biologischen Sedimentatmung (S<sub>c</sub> + S<sub>r</sub>), also S<sub>t</sub> - (S<sub>c</sub> + S<sub>r</sub>) = S<sub>x</sub> liefert im Seegras-Watt einen höheren Sauerstoffverbrauch als nach den Labormessungen von der Makrofauna verursacht wird (S<sub>x</sub> - S<sub>M</sub>).

Der Anteil der Makrofauna an der Gemeinschaftsatmung ist mit im Mittel 29 % sehr viel geringer als im Arenicola-Watt. Die Absolutwerte sind jedoch gleichrangig. Die Anteile der Makrofaunarespiration sind zu den einzelnen Jahreszeiten sehr unterschiedlich. Im Frühling von März bis Juni schwanken sie zwischen 42 und 69 %, im Sommer, Juni bis September, umfassen sie einen Bereich von 13-19 % und im Herbst von Oktober bis November liegt ihr Anteil bei 64- 79 %. Die Ursache für die niedrigen Anteile während der Sommermonate sind in dem hohen Anteil des Seegrases Zostera noltii an der Gemeinschaftsatmung



zu suchen. Diese Pflanze prägt in diesem Bereich den Gemeinschaftsstoffwechsel. Wegen der Größe des Sauerstoffumsatzes dieser Pflanze müssen zur Interpretation der Dunkelglockenergebnisse die auf die Versuchsbedingungen umgerechneten Laborraten der Makrofaunarespiration herangezogen werden. Die Temperaturabhängigkeit der Gesamtrespiration, der biologischen Sedimentatmung und der Makrofaunaatmung prägt im Seegras-Watt nicht den Verlauf dieser Größen. Vielmehr ist in diesem Wattgebiet die Dynamik der Biomasseverhältnisse der Einzelkomponenten von übergeordneter Bedeutung. Die Aufschlüsselung der Makrofaunaatmung nach einzelnen Arten zeigt ein besonders deutliches Überwiegen von Hydrobia ulvae in diesem Wattbereich. Die anderen Arten zeigen demgegenüber nur geringe Anteile und in den einzelnen Monaten eine unterschiedliche Rangfolge (Tab.15).

### 2.3 ENERGIEFLUß DURCH DIE MAKROFAUNA

Der Energiefluß durch die Makrofauna des Seegras-Watts beträgt  $85 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Auch im Seegras-Watt wird das Maximum des Energieflusses bereits im Frühjahr erreicht (Abb. 19 c) und (Tab.16). In den Sommermonaten sind die Werte niedriger, steigen aber im Spätsommer noch einmal (Abb. 19 c).

Tab. 16 Energiefluß durch die Makrofauna des Seegras-Watts im Jahresgang

Monate	M	A	M	J	J	A	S	O
Energiefluß $\text{g C m}^{-2} \text{ M}^{-1}$	12,65	13,4	11,7	8,9	8,3	10,7	10,1	9,0
% an Energiefluß pro Jahr	14,9	15,8	13,9	10,6	9,8	12,6	11,9	10,6

89,7 % der Gesamtassimilation entfallen im Seegras-Watt auf Hydrobia ulvae. Der Produktionsanteil beträgt 33 %, der Respirationsanteil 67 %. Auch in dieser Zone fällt im Frühjahr ein hoher Produktionsanteil am Energiefluß auf. Über die Fraßnahrungskette wurden  $72 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$  aufgenommen, über die Detritus-

Tabelle 15 Biomasse (g afdw m<sup>-2</sup>, jährliches Mittel) und Respiration (ml O<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>std.<sup>-1</sup>), jährliches Mittel der Makrofauna im Seegras-Watt

Arten	Biomasse		Respiration	
	g afdw.m <sup>-2</sup>	%	ml O <sub>2</sub> .m <sup>-2</sup> std <sup>-1</sup>	%
<i>Hydrobia ulvae</i>	25,21	83,55	15,09	79,05
<i>Littorina littorea</i>	0,12	0,40	0,05	0,26
<i>Littorina jugosa</i>	0,75	2,49	0,18	0,94
<i>Littorina obtusata</i>	0,01	0,03	0,01	0,05
<i>Retusa obtusa</i>	0,01	0,002	0,01	0,05
<i>Cerastoderma edule</i>	0,27	0,89	0,06	0,31
<i>Macoma balthica</i>	0,74	2,45	0,11	0,58
<i>Mya arenaria</i>	0,45	1,49	0,03	0,16
<i>Mytilus edulis</i>	0,01	0,01	0,01	0,05
<i>Arenicola marina</i>	1,72	5,70	1,30	6,81
<i>Anaitides mucosa</i>	0,22	0,73	0,65	3,40
<i>Capitella capitata</i>	0,08	0,27	0,22	1,15
<i>Eteone longa</i>	0,03	0,10	0,15	0,79
<i>Scoloplos armiger</i>	0,35	1,16	0,62	3,25
<i>Pygospio elegans</i>	0,01	0,03	0,01	0,05
<i>Tubifex costatus</i>	0,06	0,20	0,22	1,15
<i>Edukemius benedenii</i>	0,12	0,40	0,34	1,79
Crustaceen gesamt	0,0066	0,021	0,01	0,05
<i>Lineus viridis</i>	0,02	0,07	0,01	0,05
<i>Amphiporus lactifloreus</i>	0,004	0,01	0,01	0,05
	30,17	100,0	19,09	100,0

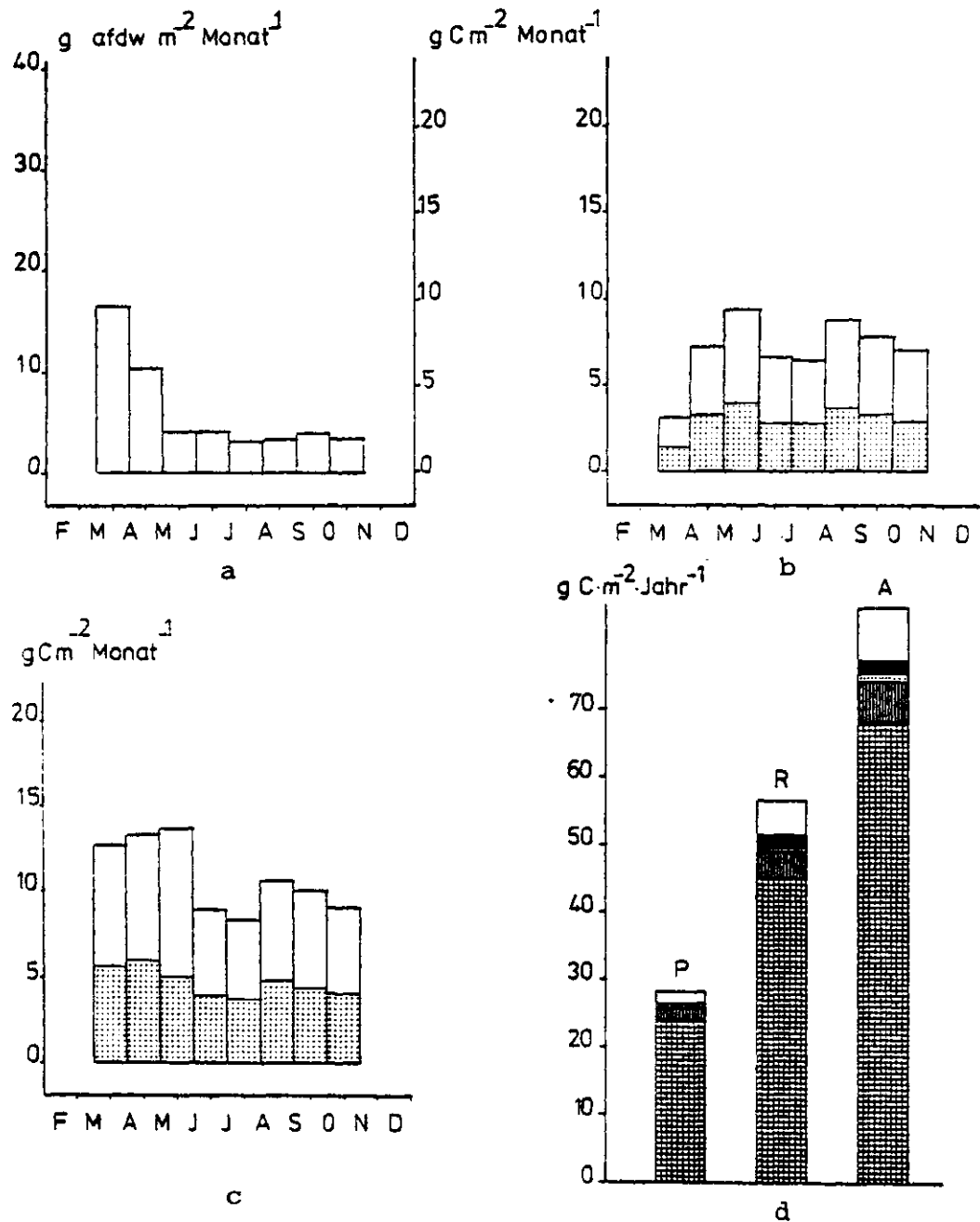


Abb.19 a) Monatliche Sekundärproduktion der Makrofauna im Seegras-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ .

b) Respiration der Makrofauna im Seegras-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . (vgl. Abb.18 b)

c) Energiefluß durch die Makrofauna im Seegras-Watt in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . (vgl. 18 c)

d) Sekundärproduktion(P), Makrofaunarespiration(R) und Energiefluß(A) durch die Makrofauna pro Jahr. ( $\text{g C m}^{-2} \text{J}^{-1}$ ). (vgl. 18 d)

nahrungskette  $13 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ .

Das Seegras-Watt ist die Gemeinschaft mit dem höchsten Energiefluß bezogen auf die Flächeneinheit. Wegen der relativ geringen Flächenausdehnung dieser Gemeinschaft von nur 20.02 ha im Untersuchungsgebiet werden in diesem Jahr  $1.70 \times 10^7 \text{ gC}$  bzw. 17 to C von dieser Makrofaunagemeinschaft aufgenommen.

### 3. DIE NEREIS-COROPHIUM-ZONE

#### 3.1 SEKUNDÄRPRODUKTION

Die Jahresproduktion der Makrofauna beträgt in der Nereis-Corophium-Zone  $17.24 \text{ g afdw m}^{-2} \text{J}^{-1}$  (Abb.20 d). Für eine mittlere Biomasse von  $16.48 \text{ g m}^{-2}$  entspricht dies einem P/B-Verhältnis von 1.05.

83% der gesamten Makrofaunabiomasse entfallen auf Hydrobia ulvae und Macoma balthica. Die Gesamtproduktion dieser beiden Arten beträgt in der Nereis-Corophium-Zone  $14.34 \text{ g m}^{-2} \text{J}^{-1}$ . Bei mittlerer Biomasse von  $13.72 \text{ g m}^{-2}$  folgt daraus ein P/B-Verhältnis von 1.05. Die Jahresproduktion der Restfauna ergibt sich durch Umrechnung der mittleren Biomasse von  $27.6 \text{ g m}^{-2}$  mit dem P/B-Verhältnis von 1.05. Der Produktionswert für die Restfauna beträgt demnach  $2.90 \text{ g m m}^{-2} \text{J}^{-1}$  (Abb.20 d).

Das Maximum der Gesamtproduktion der Makrofaunagemeinschaft wird in der Zeit zwischen Mai und Juni erreicht und entspricht einem Viertel der Jahresproduktion (Abb.20 a) und (Tab.17). Während des Frühjahrs bis Juni sind bereits etwas mehr als die Hälfte der Jahresproduktion erreicht. Im Sommer sinkt die Produktion langsam und im Herbst und Winter ist das Minimum erreicht.

Tab. 17 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Monat in der Nereis-Corophium-Zone

Monate	A	M	J	J	A	S	O	N
Sekundärprod.:								
$\text{g afdw m}^{-2} \text{M}^{-1}$	3.6	1.6	4.1	3.1	1.8	1.6	0.8	0.7
$\text{g C m}^{-2} \text{M}^{-1}$	2.2	0.9	2.4	1.8	1.1	1.0	0.5	0.4
% an Jahresproduktion	21.0	9.1	23.7	17.9	10.3	9.3	4.8	3.8

In der Nereis-Corophium-Zone sind die einzelnen Nahrungsquellen wie folgt verteilt:

An der Grenzfläche Sediment/Wasser beträgt das Verhältnis der Biomasse von MPB : Bakterien 85 %:15 %. Einschließlich des Phytoplankton ergibt sich ein Verhältnis von 84 % : 15 % : 1 %.

Die "grazing"-Nahrungskette bedingt in der Nereis-Corophium-Zone 76 % der Makrofaunaproduktion, die Detritusnahrungskette 14 % und Räuber bilden 9 % an der Makrofaunaproduktion (Tab. 18 ).

### 3.2 RESPIRATION

Im Durchschnitt beträgt der Sauerstoffverbrauch der Makrofauna nach Labormessungen  $16.58 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ std}^{-1}$ .

Der Atmungswert für diese Makrofaunagemeinschaft nimmt von April rasch zu und erreicht das Maximum im Juni (Tab.19). Im August sind diese Werte dann bereits stark gesunken. Im September werden hohe Atmungswerte erzielt, die sich bis Ende Oktober wieder vermindern. Im Dezember ist der Sauerstoffverbrauch noch weiter verringert (Abb. 20 b).

Tab. 19 Messungen der Makrofaunaatmung in der Nereis-Corophium-Zone nach Labormessungen

Monat :	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Hellglocke ( $\text{ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ std}^{-1}$ )	:8.7	21.2	32.2	29.0	12.9	22.5	6.9	-	2.9
Dunkelglocke ( $\text{ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ std}^{-1}$ )	:8.9	22.2	29.0	28.6	15.0	25.5	5.8	-	1.5
Mittel aus Hell- und Dunkelglocke :	8.8	21.7	30.6	28.8	13.9	24.0	6.4	-	2.2

Der im Freiland gemessene Gesamtsauerstoffverbrauch ( $S_t$ ) zeigt im Juni das Maximum und im Dezember das Minimum. Die Differenz zwischen Gesamtsauerstoffverbrauch ( $S_t$ ) und der experimentell ermittelten chemischen und biologischen Sedimentatmung ( $S_c + S_r$ ) ergibt in der Zeit von April bis Juni einen höheren Sauerstoffverbrauch

Tabelle 18 Sekundärproduktion der Makrofauna pro Jahr ( g afdw m<sup>-2</sup>J<sup>-1</sup>) in der Nereis-Corophium-Zone des Königshafens 1980 und deren Zuordnung zur grazing- und Detritusnahrungskette.

Arten	Gesamtjahres- Produktion (g afdw m <sup>-2</sup> J <sup>-1</sup> )	Sekundärproduktion einzelner Nahrungsketten ( g afdw m <sup>-2</sup> J <sup>-1</sup> )			
		grazing-Nahrungskette			
		Benthos	Plankton	Detritusnahrungskette	Räuber
<i>Hydrobia ulvae</i>	14,00	11,85	-	2,20	-
<i>Littorina jugosa</i>	0,04	0,04	-	-	-
<i>Littorina littorea</i>	0,01	0,01	-	-	-
<i>Macoma balthica</i>	0,34	0,28	0,01	0,05	-
<i>Mya arenaria</i>	0,01	0,01	0,01	0,01	-
<i>Anaitides mucosa</i>	0,01	-	-	-	0,01
<i>Capitella capitata</i>	0,01	0,01	-	0,01	-
<i>Eteone longa</i>	0,12	-	-	-	0,12
<i>Nereis diversicolor</i>	1,56	-	-	-	1,56
<i>Pygospio elegans</i>	0,02	0,02	0,01	0,01	-
<i>Tubifex costatus</i>	1,02	0,86	-	0,16	-
<i>Edukemius benendii</i>	0,01	0,01	-	0,01	-
<i>Corophium voltutator</i>	0,08	0,01	0,01	0,01	-
Dipterenlarven	0,02	0,02	-	0,01	-
Summe	17,48	13,16	0,01	2,43	1,68

Tabelle 20 Biomasse (g afdw m<sup>-2</sup>, jährliches Mittel) und  
Respiration (ml O<sub>2</sub> std<sup>-1</sup>, jährliches Mittel) der  
Makrofauna in der Nereis-Corophium-Zone

Arten	Biomasse		Respiration	
	g afdw.m <sup>-2</sup>	%	ml O <sub>2</sub> .m <sup>-2</sup> std <sup>-1</sup>	%
Hydrobia ulvae	12,83	77,85	10,10	60,92
Littorina jugosa	0,04	0,24	0,01	0,06
Littorina littorea	0,003	0,02	0,01	0,06
Macoma balthica	0,89	5,40	0,12	0,72
Mya arenaria	0,01	0,02	0,01	0,06
Anaitides mucosa	0,01	0,02	0,01	0,06
Capitella capitata	0,01	0,06	0,01	0,06
Eteone longa	0,11	0,67	0,33	1,99
Nereis diversicolor	1,49	9,04	1,73	10,43
Pygospio elegans	0,02	0,12	0,12	0,72
Tubifex costatus	0,97	5,89	3,96	23,88
Edukemius benedenii	0,01	0,06	0,01	0,06
Corophium volutator	0,08	0,49	0,15	0,90
Dipterenlarve	0,02	0,12	0,01	0,06
	16,48	100,0	16,58	100,0

als dem durch die Labormessungen ermittelten Wert für die Makrofauna entspricht. In dieser erhöhten Restatmung spiegelt sich die erhöhte Aktivität des Mikrophytobenthos wieder, das zu dieser Zeit in der Nereis-Corophium-Zone zu besonders dichter Fleckenbildung neigt. Zur Berechnung des Makrofaunaanteils an der Gesamtrespiration werden daher Laborergebnisse der Makrofaunaatmung verwendet.

Die Anteile der Makrofaunaatmung an der Gesamtrespiration liegen im April bei nur 9,57 % und nehmen im Verlauf des Sommers zu. Im Juli betrugen sie bereits 38,79 % und bis Oktober ist ihr Anteil auf 67,9 % angestiegen. Im Dezember ist der Anteil wiederum geringer (26,06 %).

Die Aufschlüsselung der Makrofaunaatmung nach einzelnen Arten zeigt auf der einen Seite die große Bedeutung von Hydrobia ulvae auch in dieser Zone, auf der anderen Seite wird hier ein relativ hoher Anteil an Sauerstoff durch Nereis diversicolor veratmet. Als Besonderheit kann in diesem Wattbereich der kleine Oligochaet Tubifex spec. recht hohe Anteile an der Gesamtatmung haben (Tab. 20 ).

### 3.3 ENERGIEFLUß DURCH DIE MAKROFAUNA

Der Energiefluß durch die Makrofaunagemeinschaft der Nereis-Corophium-Zone beträgt  $34.67 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$  (Abb 20 ). Das Maximum des Energieflusses wird im Gegensatz zu den anderen beiden Gemeinschaften erst zwischen Juni und Juli erreicht, während in den Wintermonaten kaum ein Energiefluß meßbar ist (Tab.21) .

Tab. 21 Energiefluß durch die Makrofauna der Nereis-Corophium-Zone

Monat	A/M	M/J	J/J	J/A	A/S	S/O	O/N	N/D
Energiefluß ( $\text{g C m}^{-2} \text{M}^{-1}$ )	4,9	5,7	7,8	5,7	4,5	3,7	1,5	1,0
Energiefluß % pro Jahr	14,2	16,3	22,5	16,4	12,9	10,7	4,2	2,8

Etwa 2/3 des Energieflusses durch die Makrofauna der Nereis-Corophium-Zone gehen durch Hydrobia ulvae. Der Produktionsanteil



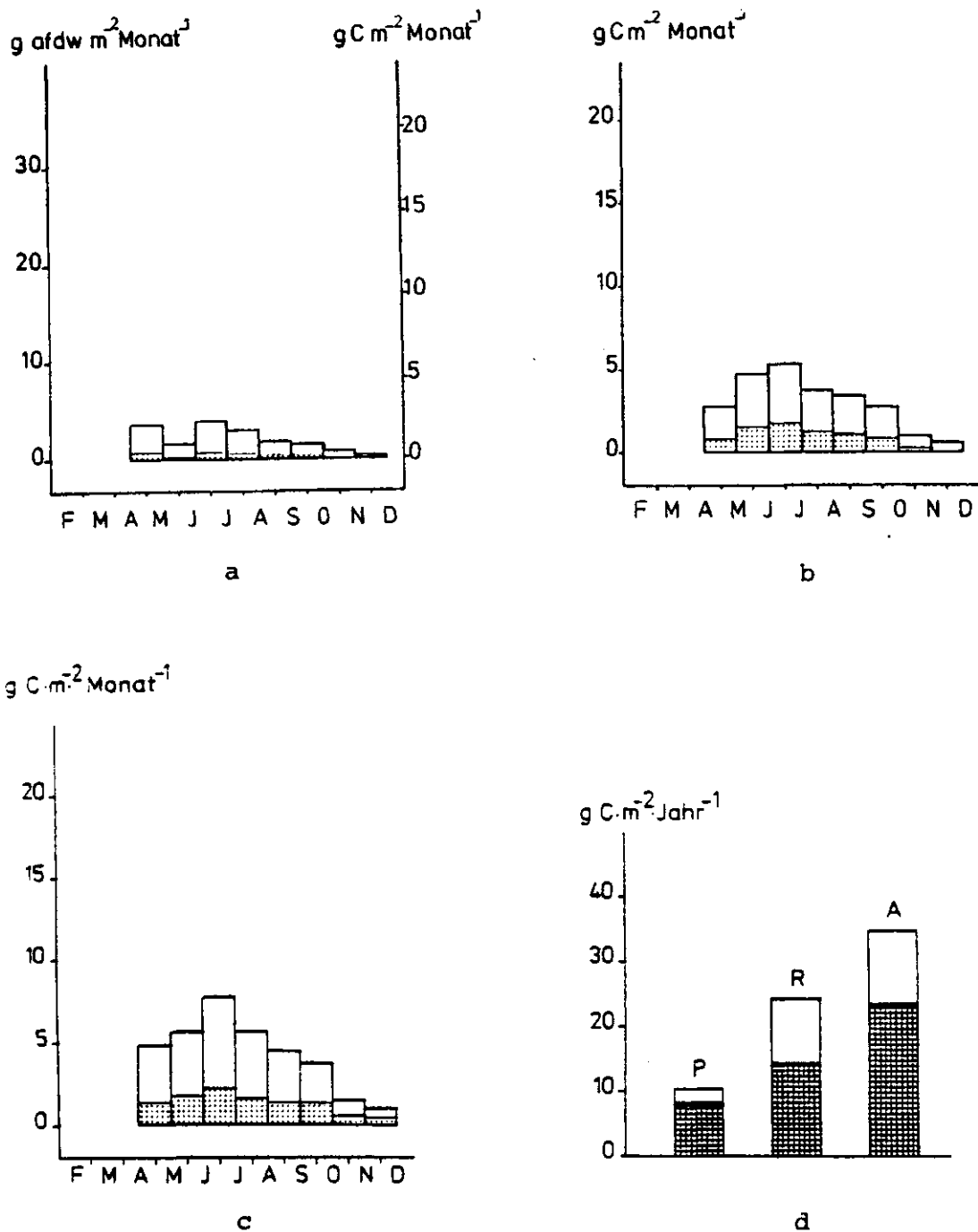


Abb.20 a) Monatliche Sekundärproduktion der Makrofauna in der Nereis-Corophium-Zone in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ .  
 b) Respiration der Makrofauna in der Nereis-Corophium-Zone in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . (vgl. Abb. 18 b)  
 c) Energiefluß durch die Makrofauna in der Nereis-Corophium-Zone in  $\text{g C m}^{-2} \text{Monat}^{-1}$ . (vgl. Abb. 18 c)  
 d) Sekundärproduktion (P), Makrofaunarespiration (R) und Energiefluß (A) durch die Makrofauna pro Jahr in  $\text{g C m}^{-2} \text{J}^{-1}$ . (vgl. Abb. 18 d)

an der Gesamtassimilation beträgt etwa 30 %, die Respiration 70 %. In der ersten Hälfte des Jahres ist der Produktionsanteil höher als in der zweiten, übersteigt jedoch zu keiner Zeit den Respirationsanteil.  $25,81 \text{ g C.Jahr}^{-1}$  werden von der Makrofaunagemeinschaft über die Fraßnahrungskette aufgenommen.  $4,76 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$  über die Detritusnahrungskette. Insgesamt ist der Energiefluß durch die Makrofauna der Nereis-Corophium-Zone sehr viel geringer als in den beiden anderen Gemeinschaften, legt man als flächenmäßige Ausdehnung der Nereis-Corophium-Zone im Königshafen  $21.8 \text{ ha}$  zugrunde, so werden auf dieser Fläche  $7.56 \times 10^7 \text{ g C}$  pro Jahr von der Makrofauna verwertet. Dies entspricht  $7.56 \text{ to C pro Jahr}$ .

## V. PRODUKTION UND RESPIRATION DOMINANTER MAKROFAUNAPOPULATIONEN

Die im vorigen Kapitel betrachtete Produktion und Respiration der untersuchten Gemeinschaften wurde als Summe aus der Produktion und Respiration der einzelnen Makrofaunapopulationen erhalten. Im Gegensatz zur Respiration setzt sich die Produktion aus verschiedenen Grundgrößen zusammen.

Die Produktion einer Population besteht wiederum aus der Summe der Produktion der verschiedenen Altersgruppen der Population. Innerhalb einer Altersgruppe bestimmen das individuelle Wachstum und die Veränderungen der Individuenzahlen pro Zeiteinheit die Produktion.

Da in den untersuchten Gemeinschaften einzelne Arten besonders hervortreten und die Produktion und Respiration der Gemeinschaft bestimmen, soll im folgenden die Altersstruktur, das individuelle Wachstum, das Populationswachstum, die Produktion, die Respiration und der Energiefluß solcher dominanter Arten einzeln behandelt werden.

### 1. HYDROBIA ULVAE

Hydrobia ulvae ist in allen drei untersuchten Gemeinschaften die dominante Art. Über die Produktion dieser Art liegt bisher nur die Arbeit an der Population im Grevelingen-Ästuar (WOLFF v. DE WOLF, 1977) vor.

Wegen der Bedeutung dieser Art im Ökosystem des Wattenmeeres als direktes Verbindungsglied zwischen der benthischen Primärproduktion und der Aufnahme durch verschiedene wirbellose Räuber (Crangon, Carcinus), Fische und Vögel (Brandente und verschiedene Regenpfeifer) sind im folgenden einige für die Produktion der Art wichtige Grundgrößen näher aufgeführt, die bei den anderen Arten des Watts häufig bereits untersucht sind, die aber zum Verständnis des zeitlichen Verlaufs der Produktion beitragen. Im Zusammenhang mit dem individuellen Wachstum der Art wird daher auch die Wachstumsrate, die spezifische Wachstumsrate, der Energieverlust und das Verhältnis von spezifischer Wachstumsrate zum Energie-

verlust behandelt. Unter dem Populationswachstum sind die negativen und positiven Bestandsveränderungen, die daraus abgeleitete Form der Wachstumskurve, die Wachstumsrate als Differenz aus spezifischer Vermehrungsrate und spezifischer Sterblichkeitsrate und die Nettoreproduktionsrate aufgeführt.

#### 1.1 ALTERSVERTEILUNG

Um verschiedene Altersklassen zu unterscheiden, wurden die Individuen nach Größenklassen sortiert ( größer 3mm, 3 mm- 2mm, 2 mm- 1 mm ) und getrennt gewogen. Aus den Gewichten der einzelnen Größenklassen lassen sich deutlich drei Gruppen unterscheiden.

Die Mehrzahl der Tiere entstammt dem Brutfall des Vorjahres (1979) und wird im folgenden als I-Gruppe bezeichnet. Die Tiere zeigen Individualgewichte von 0,10 mg am Anfang und 0,70 mg am Ende der Wachstumsperiode.

Zur O-Gruppe zählen kleine Individuen mit Gewichten um 0,10 mg. Tiere dieser Gruppe sind jedoch von der vorher genannten Gruppe gut zu unterscheiden, da sie zu einem Zeitpunkt erscheinen, an dem Tiere der I-Gruppe bereits fast das Doppelte an Gewicht erreicht haben.

Tiere, die am Anfang einer Wachstumsperiode über 0,40 mg wiegen, sind bereits im Herbst 1979 geschlechtsreif und stellen die Elterngeneration der I-Gruppe dar. Diese Gruppe wird I<sup>+</sup>-Gruppe genannt. Die Elterngeneration der O-Gruppe zählt nicht zu der in den untersuchten Gebieten vorkommenden Population. Die Tiere der O-Gruppe sind eingewanderte Nachkommen von Frühjahrslaichern benachbarter Gebiete. Im Untersuchungsgebiet werden während des Jahres 1980 keine Tiere mit Eikokons gefunden.

Die Altersverteilung von Hydrobia ulvae in den drei untersuchten Gebieten zeigt ein übereinstimmendes Grundmuster (Abb. 21). Im August 1979 fehlen jugendliche Tiere vollständig,

die gesamte Population besteht aus Tieren, die bereits älter als ein Jahr sind. Im September findet eine Ansiedlung junger Tiere statt und damit ändert sich die Altersverteilung durch das starke Übergewicht der jugendlichen Tiere. Diese Dominanz der Tiere aus dem Septemberbrutfall bleibt prägend während des gesamten Winters und Frühlings. Dabei verringert sich der Anteil teilweise zugunsten der älteren Tiere, bedingt durch die höhere Verlustrate der jüngeren Tiere.

Diese relativ stabile Altersstruktur, die mit einem kontinuierlichen Absinken der Populationsdichte verbunden ist, wird schlagartig im Juni 1980 verändert, wenn die ersten Jungtiere des Jahres erscheinen. Dann sind wieder die juvenilen Tiere prägend, während die einjährigen und älteren Tiere weit kleinere Anteile an der Gesamtzahl bilden.

Von Juli bis zum Herbst sind im Arenicola-Watt nur juvenile Schnecken vorhanden (Abb. 21 a). Im Seegras-Watt sind die Verhältnisse ähnlich (Abb. 21 b). Im März haben die einjährigen Tiere eine hohe Individuendichte. Ihr Anteil von 72,19 % überwiegt den der älteren Tiere.

Der Anteil der älteren Tiere ist höher als im Arenicola-Watt (27,81 % gegenüber 12,73 %). Auch im Seegras-Watt tritt mit den jüngsten benthischen Stadien ein entscheidender Wandel der Altersstruktur ein. Jetzt prägen die juvenilen Tiere das Gesamtbild, während die Anteile der fast einjährigen und älteren Tiere rapide zurückgeht. Im Verlauf des Sommers und Herbstes bleibt diese Altersverteilung bestehen, nur die ältesten Tiere sind ab August nicht mehr im Gebiet vorhanden. Im Gegensatz zum Arenicola-Watt bleibt ein kleiner Anteil einjähriger Tiere während der Herbst- und Wintermonate erhalten.

In der Nereis-Corophium-Zone zeigt sich im Grunde das gleiche Bild, nur tauchen hier die ersten juvenilen Schnecken von H. ulvae bereits Ende Mai auf (Abb 21 c).

Es scheint so, daß die Ansiedlung zunächst in den flachen

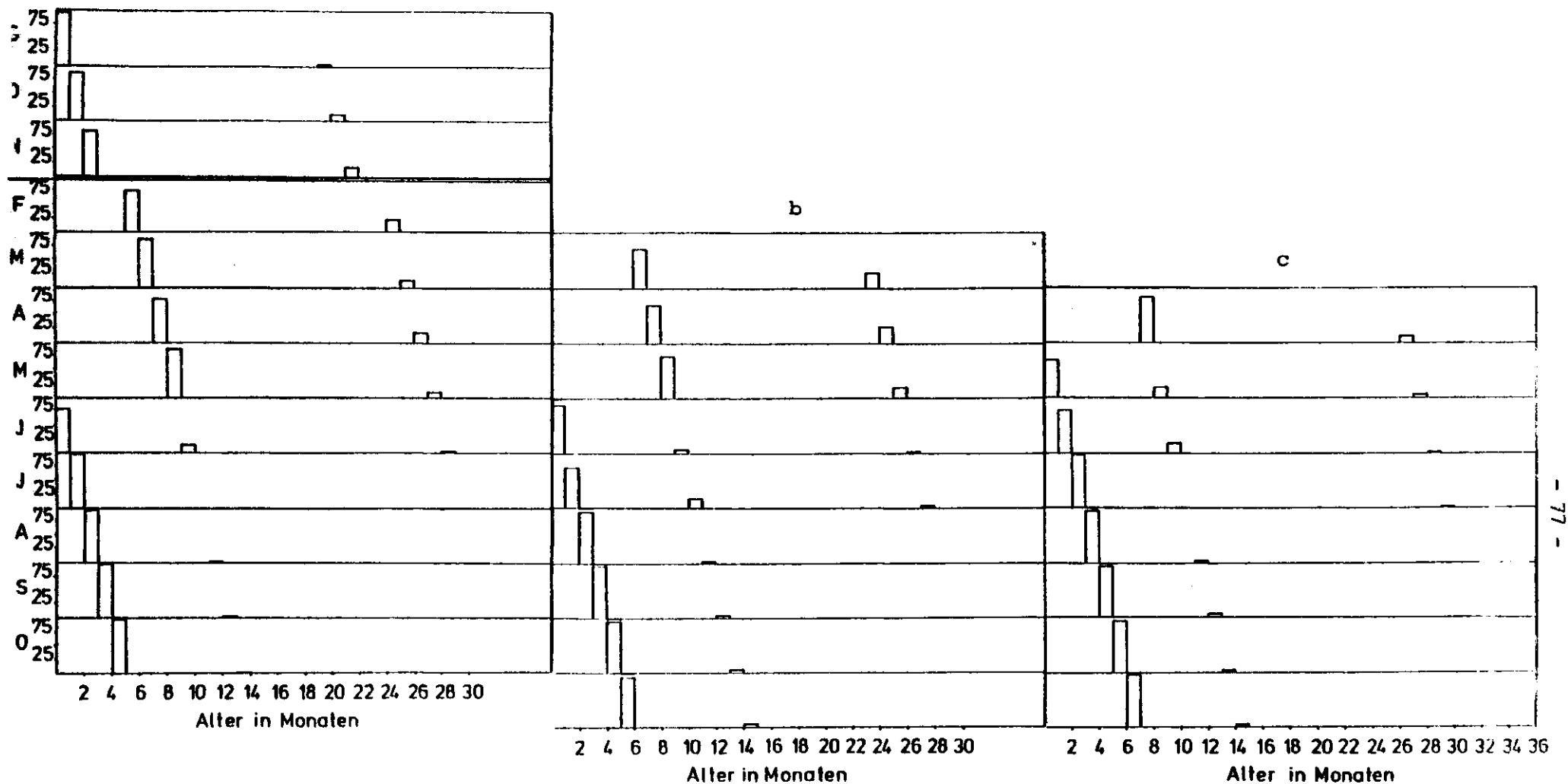


Abb.21 Altersverteilung in der *Hydrobia ulvae*-Population des Königshafen zwischen September 1979 und November 1980. Dargestellt sind die Anteile verschiedener Altersgruppen (= Gruppe I Gruppe, I<sup>+</sup> Gruppe) an der Gesamtpopulation in Prozent im Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (c). Die Altersbestimmung erfolgte nach einer Größen-Gewichtsanalyse der Population.

Gebieten erfolgt und sich später auf die tieferen ausdehnt. Im Mai werden die Proben im Arenicola-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone gleichzeitig genommen. Das Seegras-Watt, das im Mai noch keine jugendlichen Tiere besitzt, wurde zwei Wochen früher bearbeitet. Auch in der Nereis-Corophium-Zone bleibt ein geringer Anteil einjähriger Tiere im Winter 1980 erhalten. Er stellt die Elterngeneration des Jahres 1981. Diese Tiere haben ein Alter von 570 Tagen, da sie im September 1979 als juvenile Stadien im Benthos auftreten, wenn sie zum erstmalig laichen. Auf eine präreproduktive Phase von 19 Monaten folgt danach eine kürzere reproduktive Phase, die bei den älteren Tieren nur 1-2 Monate dauert. Die Elterngeneration dieser Gruppe läßt sich noch weit nach ihrer reproduktiven Phase im Spätsommer 1979 bis in den Juli 1980 hinein nachweisen, so daß sich daraus noch eine postreproduktive Phase von ungefähr einem Jahr für Hydrobia ulvae bestimmen läßt.

## 1.2 INDIVIDUELLES WACHSTUM

Die Individualgewichte der Tiere der I<sup>+</sup>-, I- und O-Gruppe verändern sich im Jahresverlauf sehr stark. Besonders deutlich wird der Einfluß der Jahreszeit auf das Wachstum dieser Art im Arenicola-Watt, wo die Beobachtungen zum August 1979 zurückreichen (Abb 22 a ). Zu diesem Zeitpunkt ist nur die I<sup>+</sup>-Gruppe vorhanden, in der einige Tiere Eikokons tragen. Die Tiere dieser Gruppe haben ein Gewicht zwischen 0.45-0.50 mg. Sie nehmen nur noch wenig an Gewicht zu.

Ende September 1979 tritt ein Brutfall ein. Nach der Ansiedlung der Jungtiere im Benthos liegt ihr Anfangsgewicht bei 0.04 mg. Sie wachsen in den darauffolgenden 2-3 Oktoberwochen noch auf etwa das Vierfache ihres Anfangsgewichtes an. Es ist nicht zu beantworten, ob ein Brutfall zu dieser Zeit als normal oder verspätet anzusehen ist. Es ist möglich, daß der extrem harte Winter des Jahres 1978/79 und das kalte Frühjahr 1979 eine Verzögerung in der Laichsaison von H. ulvae um 4-8 Wochen zur Folge hatte, so daß es sich hier um einen

verspäteten, sonst im Juli auftretenden Brutfall handelt. Zu Beginn des Novembers 1979 zeigen die adulten Tiere der I<sup>+</sup>-Gruppe keinen Gewichtszuwachs mehr. Die Jungtiere der O-Gruppe verlieren von nun an Gewicht. Der Anfang des Novembers stellt somit das Ende der Wachstumsperiode dar. Die Tiere haben das Maximalgewicht der Wachstumssaison erreicht.

Im Verlauf der Monate November bis März nimmt das Gewicht der Tiere der I<sup>+</sup>- und I-Gruppe ab.

Im März ist das Minimum an Gewicht erreicht. Die geschlechtsreifen Tiere haben in dieser Zeit etwa 12 % ihres Ausgangsgewichtes im November verloren, die Jungtiere sogar 44 %.

In der Zeit zwischen Anfang und Mitte März fällt der erneute Beginn der Wachstumsperiode. Von nun an wachsen die adulten Tiere im Arenicola-Watt kontinuierlich bis zum Ende der Wachstumssaison im November 1980. Sie tragen in dieser Wachstumsphase keine Eikokons.

Die im Juni 1980 eingewanderten Jungtiere (O-Gruppe) zeigen höhere Anfangsgewichte (0.15 mg) als die Tiere der I-Gruppe im September 1979. Die O-Gruppe wächst in der Zeit bis zum November 1980 auf 0.24 mg heran.

Die Tiere der I- Gruppe sind nur bis zum Juni/Juli im Arenicola-Watt anzutreffen, in den übrigen Monaten halten sie sich im Seegras-Watt auf. So findet man im Sommer und Spätsommer im Arenicola-Watt nur wenige adulte und zahlreiche junge Tiere nebeneinander.

In den anderen untersuchten Lebensräumen liegen die Beobachtungen nur für das Jahr 1980 vor. Auch hier beginnt die Wachstumssaison im März. Im Seegras-Watt sind die Wachstumsverhältnisse identisch mit denen im Arenicola-Watt (Abb 22 b).



Die Ausgangsgewichte der einzelnen Altersgruppen zu Beginn der Wachstumsphase weisen keine wesentlichen Unterschiede zwischen beiden Siedlungsgemeinschaften auf. In der folgenden Zeit jedoch ist das Wachstum der I-Gruppe im Seeqras-Watt schneller als im Arenicola-Watt, während die adulten Tiere im Arenicola-Watt stärker wachsen. Die Tiere der I<sup>+</sup>-Gruppe verschwinden im Verlauf des Juni aus dem Seeqras-Watt. Hier sind ab Juni nur Einjährige und Jungtiere vorhanden.

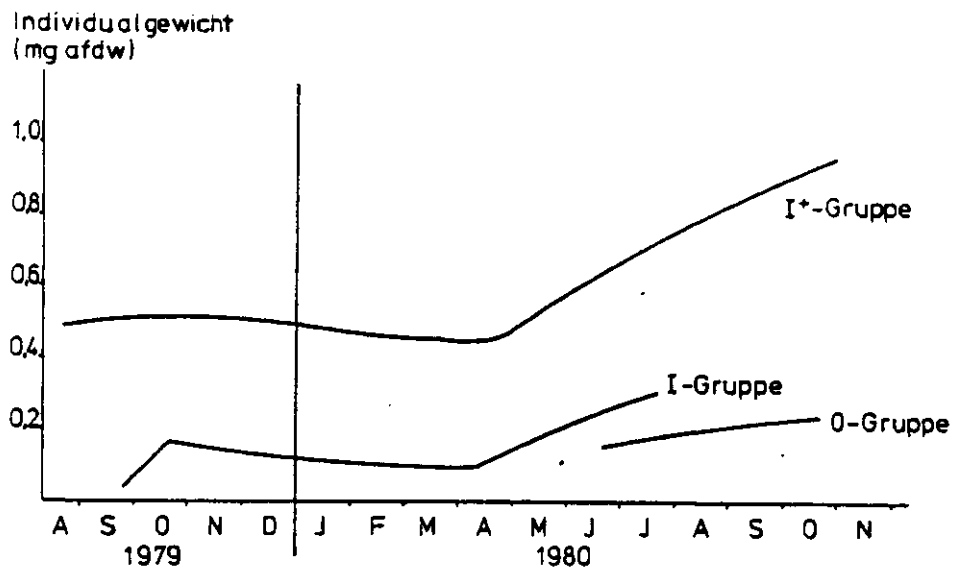
Die Nereis-Corophium-Zone unterscheidet sich von den anderen Gemeinschaften durch das Vorkommen besonders großer, adulter Individuen mit einem Gewicht von etwa 1.00 mg, die noch ein gutes Wachstum zeigen. Sie sind jedoch nur zu Beginn der Wachstumssaison von April bis Juli vorhanden ( Abb 22 c ).

Die Tiere der I- und O-Gruppe zeigen in ihrem Wachstum und ihren Anfangsgewichten keine Unterschiede zu Seeqras- und Arenicola-Watt. Die einjährigen Tiere zeigen am Ende der Wachstumsphase ein maximales Individualgewicht von 0.65 bis 0.69 mg. Im Seeqras-Watt haben Tiere der gleichen Gruppe am Ende Gewichte von 0.62 mg. Die O-Gruppe erreicht in der Nereis-Corophium-Zone 0.30 mg, im Seeqras-Watt 0.26 mg und im Arenicola-Watt 0.24 mg am Ende der Wachstumsperiode.

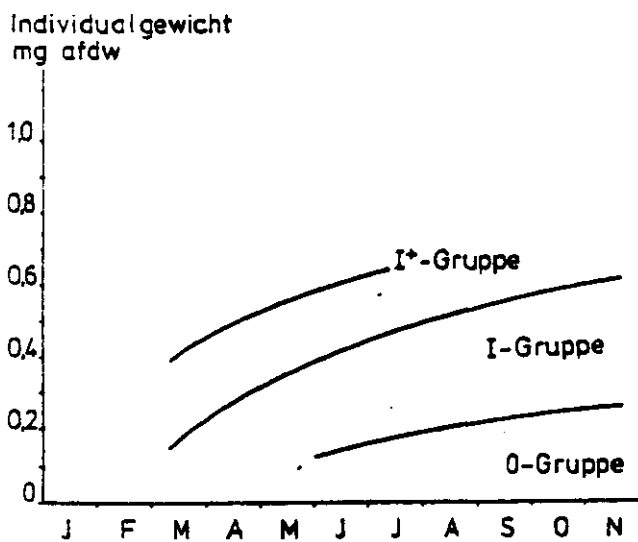
#### a. Wachstumsrate

Eine bessere Charakterisierung als durch die Individualgewichte erfährt das Wachstum durch die Betrachtung der Wachstumsrate, den Zuwachs pro Zeiteinheit. Die Wachstumsrate wird durch die Änderung der mittleren Individualgewichte ( $\Delta w$ ) pro Zeitintervall ( $\Delta t$ ) bestimmt:  $\frac{\Delta w}{\Delta t} = (w_2 - w_1) / (t_2 - t_1)$ .

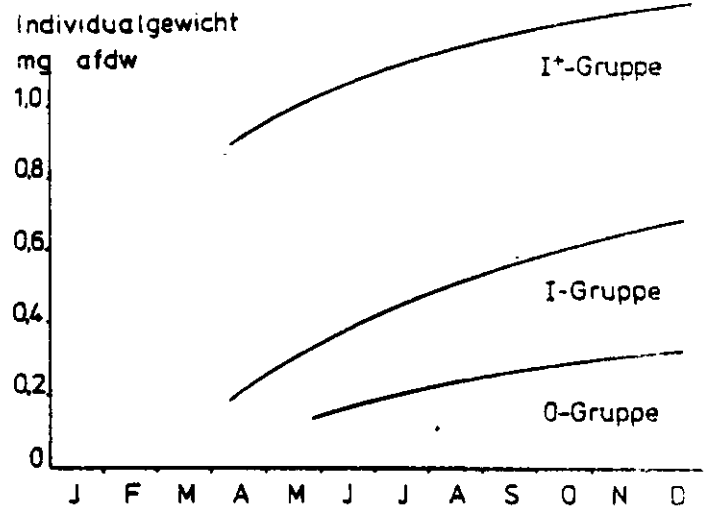
Die aus empirischen Werten berechneten Kurven des Individualgewichtes werden als Berechnungsgrundlage herangezogen. Die Wachstumsrate ist in allen Fällen zu Beginn einer Wachstumsphase am höchsten. Mit zunehmendem Körpergewicht nimmt sie ab, und am Ende einer Wachstumsphase kann die Wachstumsrate auf Werte um 0 absinken. Im Winter nimmt die Wachstumsrate auch negative Werte an, da bei niedrigen Temperaturen keine Nahrung



a



b



c

Abb.22 Veränderungen des Individualgewichtes verschiedener Altersgruppen von *Hydrobia ulvae* im Königshafen während des Zeitraumes von August (1979) bis November (1980) im Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (c).

aufgenommen wird, der verringerte Stoffwechsel jedoch aufrecht-  
erhalten werden muß. Der dann zu beobachtende Gewichtsverlust  
zeigt, daß Reservestoffe abgebaut werden. Während Phasen des  
negativen Wachstums ist die Wachstumsrate zu Beginn besonders  
niedrig und steigt dann langsam an. Eine Übersicht über die  
Wachstumsrate von Hydrobia ulvae zu Beginn und am Ende einer  
Wachstumsperiode im Arenicola-Watt, gibt folgende Tabelle.

Tab.22 Wachstumsrate zu Beginn und am Ende der Wachstums-  
periode 1980 bei verschiedenen Altersgruppen von  
Hydrobia ulvae in 3 Wattgemeinschaften des Königshafen.

	Wachstumsrate ( $\mu\text{g afdw Tier}^{-1}\text{Tag}^{-1}$ )		
	Winter	Beginn der Wachstumsperiode	Ende der Wachstumsperiode
a) Arenicola-Watt			
I <sup>+</sup> Gruppe	-0.71 bis -0.36	3.50	2.14
I - Gruppe	-0.56 bis -0.28	2,46	-
0 - Gruppe	-	0.78	0.58
b) Seegrass-Watt			
I <sup>+</sup> - Gruppe	-	3,43	-
I - Gruppe	-	4.06	0,96
0 - Gruppe	-	1,24	0,61
c) Nereis- Corophium-Zone			
I <sup>+</sup> - Gruppe	-	4,00	-
I - Gruppe	-	4,00	1,00
0 - Gruppe	-	1,87	0,68

### b. Spezifische Wachstumsrate

Die spezifische Wachstumsrate gibt an, wieviel organische Substanz (in g) bei einer Ausgangsmenge von 1 g organischer Substanz gewonnen wird. Sie läßt sich daher auch in Prozenten des mittleren Körpergewichtes ausdrücken. Nach WINBERG (1971) versteht man unter der spezifischen Wachstumsrate ( $c_w$ ) den Unterschied im Individualgewicht ( $w_2 - w_1$ ) zu zwei Zeitpunkten, dividiert durch das Zeitintervall ( $t_2 - t_1$ ), bezogen auf das mittlere Gewicht während der betrachteten Zeitperiode:

$$c_w = \frac{w_2 - w_1}{\frac{w_2 + w_1}{2} (t_2 - t_1)}$$

Diese Formel stellt jedoch nur für Wachstumsprozesse, in denen  $\frac{w_2 - w_1}{w_1} < 0.10$  ist, eine genügende Näherung dar. Da aus den

Messungen an Hydrobia ulvae hervorgeht, daß diese Bedingung erfüllt wird und das Zeitintervall mit 10 Tagen sehr klein gewählt wird, reicht die angegebene Formel für die Berechnung der spezifischen Wachstumsrate von Hydrobia ulvae aus.

Maximal kann der tägliche Zuwachs über 2 % der organischen Körpersubstanz zu Beginn einer Wachstumsperiode erreichen (Tab.23). Bei größeren Tieren ( $I^+$ -Gruppe) ist die spezifische Wachstumsrate auch zu Beginn einer Wachstumsperiode geringer. Die Abhängigkeit vom mittleren Individualgewicht kommt bei der spezifischen Wachstumsrate besonders zum Ausdruck.

Tab.23 Spezifische Wachstumsrate von Hydrobia ulvae im Königshafen  
(Maximalwert zu Beginn einer Wachstumsperiode in % vom Körpergewicht)

Größengruppe (Beginn des Wachstums)	$I^+$ (März/April)	I (März/April)	O (Juni)
Arenicola-Watt	0,76 %	2,00 %	0,48 %
Seegras-Watt	0,84 %	2,34 %	1,71 %
Nereis-Corophium-Zone	0,44 %	2,00 %	1,81 %

Die spezifischen Wachstumsraten im Seegras-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone stimmen gut mit denen im Arenicola-Watt überein (Abb.23). Die spezifischen Wachstumsraten der O-Gruppe sind auffallend geringer als die der I-Gruppe am Anfang ihrer Wachstumsperiode.

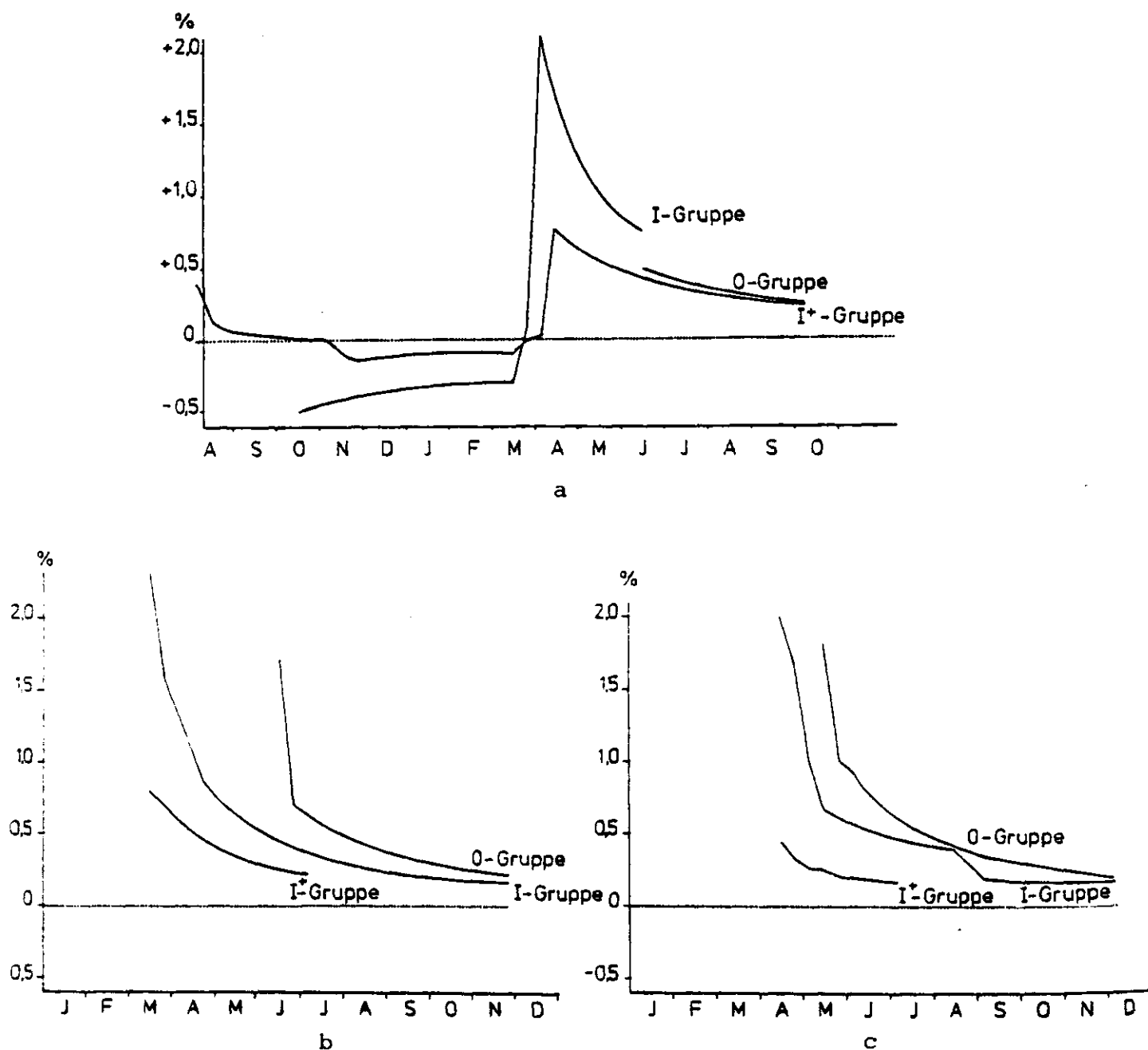


Abb.23 Veränderungen der spezifischen Wachstumsrate verschiedener Altersgruppen von *Hydrobia ulvae* im Königshafen im Arenicola-Watt (a), im Seegras-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (c). Die Werte für das Arenicola-Watt umfassen den Zeitraum von August (1979) bis Oktober (1980), für das Seegras-Watt gilt der Zeitraum von März (1980) bis November (1980), und für die Nereis-Corophium-Zone von April (1980) bis Dezember (1980). Die spezifische Wachstumsrate wurde nach der Formel  $c_w = \frac{2(w_2 - w_1)}{(w_2 + w_1)(t_2 - t_1)}$  berechnet.  $w_2$  und  $w_1$  = Individualgewichte zur Zeit  $t_2$  und  $t_1$ .

Dies liegt an dem späteren Beginn der Wachstumsperiode der O-Gruppe, die ja erst ab Juni auftritt. Vergleicht man die Anfangs-Wachstumsraten der O-Gruppe mit denen der I-Gruppe zur gleichen Zeit (Juni), so sind daher im Seegras- und Nereis-Corophiumwatt die Wachstumsraten der O-Gruppe deutlich höher. Wie bereits für die absolute Wachstumsrate beschrieben, sinken auch die Werte der spezifischen Wachstumsrate mit dem Fortschreiten des Wachstums.

Mit Hilfe der spezifischen Wachstumsrate läßt sich die Art des Wachstumsverlauf bestimmen. Bei konstanter spezifischer Wachstumsrate liegt exponentielles Wachstum vor. Wenn die spezifische Wachstumsrate, wie in diesem Falle, mit zunehmendem Körpergewicht sinkt, verläuft das Wachstum parabolisch. Das parabolische Wachstum ist nach WINBERG (1971) der am weitesten verbreitete Wachstumstyp im Tierreich.

#### c. Verhältnis der spezifischen Wachstumsrate zum Energieverlust

Die Ursache für das Absinken der spezifischen Wachstumsrate mit zunehmendem Körpergewicht bei dem parabolischen Wachstumstyp liegen in der Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von der Größe des Individuums. Die spezifische Wachstumsrate  $c_w$  ist umgekehrt proportional zum Alter, und die Konstante  $b$  aus der Größenbeziehung der Stoffwechselrate spielt als Proportionalitätsfaktor eine wichtige Rolle.

$$c_w = \frac{1}{(1-b)t} \quad (\text{Winberg 1971})$$

Voraussetzung für diese Gleichung ist, daß das Alter ( $t$ ) von dem Zeitpunkt an bestimmt wird, an dem  $w = 0$  ist (Eiablage). Wegen dieses Zusammenhanges wird das parabolische Wachstum meist durch eine konkave Kurve repräsentiert,  $b$  ist immer kleiner als 1. Die parabolische Wachstumsrate sinkt also mit dem Alter auf Grund des Absinkens der spezifischen Stoffwechselrate mit ansteigendem Körpergewicht. Das Individualgewicht steigt weiter an.

Die Beobachtungen des Wachstums von Hydrobia ulvae zeigen jedoch, daß die aus den Wachstumskurven ermittelte spezifische Wachstumsrate schneller mit dem Gewicht absinkt, als es nach den Messungen der Stoffwechselraten zu erwarten wäre (Abb.34-36). Beim parabolischen Wachstum sinkt die spezifische Wachstumsrate nicht allein auf Grund des Abnehmens der gewichtsbezogenen Stoffwechselrate mit zunehmender Größe, sondern da das Verhältnis von Wachstumsrate zu Energieverlust kleiner wird.

Das Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust ist stark abhängig von der Ernährungssituation des betreffenden Tieres und der Temperatur. Werte über 1 können nur unter guten Ernährungsbedingungen erreicht werden. Wird das Wachstum gleich 0, dann ist auch das Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust gleich 0. In diesem Fall wird gerade so viel an Energie aufgenommen wie verloren wird. Negative Wachstumsraten sind in den Wintermonaten häufig. Liegt das Verhältnis Wachstum zu Energieverlust zwischen 0 und -1, dann ist der Gewichtsverlust geringer als der Energieverlust. Die Tiere nehmen dann noch geringfügig Nahrung auf, die jedoch den Energieverlust nicht deckt. Wenn das Verhältnis von Gewichtsverlust zu Energieverlust ungefähr gleich -1 ist, dann ist der Gewichtsverlust mit dem Energieverlust identisch und es wird keinerlei Nahrung aufgenommen.

#### d. Energieverlust

Zur Bestimmung des Energieverlustes werden die Ergebnisse der Respirationsmessungen von Hydrobia ulvae benutzt. Die Messungen ergeben genaue Größen- und Respirationsbeziehungen in dem Temperaturbereich von 0-20 °C, in Stufen von jeweils 5°C (vgl. Kapitel Respiration). Respiration und Individualgewicht sind nach  $\log R = \log a + b \log w$  miteinander verknüpft. Hier stellt b eine Konstante dar, die die Gewichts- bzw. Oberflächenproportionalität der Respiration ausdrückt und in engen Grenzen temperaturabhängig ist. Für H. ulvae wird die Temperaturabhängigkeit von b berechnet :  $b = 0,0114 t - 0,69$  ( $r = + 0,91$ ). Der Koeffizient a stellt die Respiration eines

Tieres von einer Bezugsgröße dar (1 g). Sie ist stark temperaturabhängig. Die Temperaturabhängigkeit kann durch die Van't Hoff-Arrhenius Gleichung dargestellt werden. Hier wurde die Abwandlung dieser Funktion von WINBERG (1971)  $v = v_0 \alpha^t$  angewendet, wobei die logarithmische Form dieser Kurve durch die Beziehung  $y = -2,15 + 0,10320 \cdot x$  mit ( $r = 0,96$ ) dargestellt wird. Die oben angegebene Funktion lautet demnach :

$$v = 0,00708 \cdot 1,2682^x = 0,0089791^x \text{ mit } \alpha = 1,2682$$

Zur Berechnung des Energieverlustes werden für jeweils eine Zeitperiode von 10 Tagen die mittlere Wassertemperatur (t) im Jahr 1980 bestimmt. Aus der Beziehung

$$T_1 = 0,0089791^t$$

wobei  $T_1$  den Sauerstoffverbrauch eines Tieres von 1 g Körpergewicht und t die Temperatur darstellt, wird für jedes t das zugehörige  $T_1$  berechnet. Der Energieverlust eines Tieres von 1 g afdw in g afdw entspricht nun dem  $T_1$  multipliziert mit dem oxycalorischen Koeffizienten, bezogen auf den Kaloriengehalt pro g afdw. Als oxycalorischer Koeffizient wird dabei 0,486 (WINBERG 1971) und als Kaloriengehalt 42 53 cal.g afdw<sup>-1</sup> (JANSSON v WULFF, 1977) eingesetzt. Um den Energieverlust des einzelnen Tieres zu berechnen, wird die Formel für die Respirations-Größenbeziehung benutzt,  $R = aw^b$ , und in Energieverlust ausgedrückt :

$$T = T_1 w^b$$

Aus den Wachstumskurven werden für die gleichen 10-Tage-Perioden das mittlere Individualgewicht der Tiere pro Altersklasse und der Koeffizient b aus der oben angegebenen Gleichung für die herrschende mittlere Temperatur berechnet.

Es zeigt sich, daß der auf diese Weise ermittelte Energieverlust (Tab.24) pro Tier um so höher ist, je höher die Temperatur der Umgebung ist.

Tab.24 Energieverlust verschiedener Altersgruppen von *Hydrobia ulvae* in Arenicola-Watt während eines Jahres

Monate:	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
I <sup>+</sup> -Gruppe:	0,98	1,14	1,21	2,24	5,88	16,16	16,26	19,39	22,65	17,33
I -Gruppe	0,37	0,41	0,40	0,79	2,43	6,89	-	-	-	-
O -Gruppe	-	-	-	-	-	-	4,73	4,98	6,57	5,19



Das Maximum des Energieverlustes liegt im Monat August. Dagegen ist der Energieverlust der Tiere Anfang Februar in der  $I^+$ -Gruppe und in der I-Gruppe am geringsten. Für die I-Gruppe stimmt der Energieverlust während der kalten Jahreszeit mit dem Gewichtsverlust sehr gut überein. Dies kennzeichnet ein Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust von nahe -1 (vgl. Seite 42). In der  $I^+$ -Gruppe liegt das Verhältnis nur bei 0.5. Bei den älteren Tieren ist der Gewichtsverlust geringer als auf Grund des Energieverlustes zu erwarten wäre. In der I-Gruppe steigt bereits Mitte Februar das Verhältnis Wachstum zu Energieverlust von -1 auf -0.7 Ende März schwach an. Die langsam steigenden Wassertemperaturen und das zu dieser Zeit reichste Nahrungsangebot des Jahres (Diatomeenblüte) sorgen dafür, daß das Wachstum im Vergleich zum ebenfalls steigenden Energieverlust einen immer größeren Wert annimmt. Anfang April überwiegt das Wachstum deutlich bei den jungen Tieren, während bei den älteren Tieren ein Verhältnis von 0 darauf hindeutet, daß zu dieser Zeit das negative Wachstum aufgehört hat, ein reales Wachstum jedoch noch nicht begonnen hat. Bereits Mitte April überwiegt das Wachstum den Energieverlust deutlich in der I-Gruppe, in der  $I^+$ -Gruppe ist dies erst 10 Tage später der Fall. Im Verlauf des Mai hat das Wachstum von Hydrobia ulvae noch recht hohe Werte, das Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust sinkt jedoch ab, da von nun an der Energieverlust wegen der steigenden Temperaturen immer höher wird, während das Nahrungsangebot abnimmt. Diese Tendenz setzt sich bei den Tieren der  $I^+$ -und I-Gruppe bis zum Ende der Wachstumssaison fort.

Die Tiere der O-Gruppe zeigen nach ihrem Auftreten im Juni ein geringeres Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust als die älteren Tiere zu Beginn der Wachstumsphase. Die Gründe dafür sind in den relativ hohen Wassertemperaturen zu suchen, die zu Beginn der Wachstumsphase der O-Gruppe herrschen und einen höheren Energieverlust zur Folge haben als die älteren Tiere im März (Temperaturen : 3-5°C) bei Beginn ihrer Wachstumsphase hatten. Außerdem ist das Nahrungsangebot im Juni sehr viel geringer als

im März, so daß auch das Wachstum zu diesem Zeitpunkt weit unter dem potentiell möglichen Wert bleibt. Im Verlauf des Wachstums dieser Gruppe sinkt der Wachstums zu Energieverlust-Wert auffällig geringer ab als bei den älteren Tieren. Er erreicht zwar im August sein Minimum, jedoch weisen zu diesem Zeitpunkt Wachstum und Energieverlust noch nahezu den gleichen Betrag auf. Trotz des geringeren Nahrungsangebotes ist also noch immer ein Wachstum in dieser Gruppe möglich. Mit dem Kälterwerden nimmt der Quotient von Wachstum und Energieverlust zu auf Grund des sinkenden Energieverlustes.

Im Seegras-Watt zeigen die Tiere der  $I^+$ -Gruppe bereits zu Beginn des März ihr Wachstumsmaximum. Nach 110 Tagen ist das Wachstum dann bereits kleiner als der Energieverlust. Der Wert von Wachstum zu Energieverlust verringert sich viel schneller als im Arenicola-Watt. Das gleiche gilt für die  $I^+$ -Gruppe in der Nereis-Corophium-Zone. Die I-Gruppe im Seegras-Watt zeigt im Frühjahr ein besonders günstiges Verhältnis zwischen Wachstum und Energieverlust. Bis Ende April überwiegt das Wachstum den Energieverlust.

Schon Mitte März erreicht der Quotient den höchsten Wert aller Gruppen von Hydrobia ulvae. Zur selben Zeit zeigen die Tiere der gleichen Gruppe im Arenicola-Watt sogar ein negatives Wachstum. Bis August sinken die Werte von Wachstum zu Energieverlust dieser Gruppe deutlich, dann steigen sie bis zum Ende der Wachstums-saison.

In der Nereis-Corophium-Zone verhalten sich die Tiere der I-Gruppe ebenso, nur scheint das Maximum im Frühjahr geringer zu sein. Gegen Ende der Saison erreicht der Quotient von Wachstum und Energieverlust höhere Werte bei dieser Gruppe als im Seegras-Watt. Für die O-Gruppe von Hydrobia ulvae ist das Verhältnis von Wachstum zu Energieverlust im Seegras-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone sehr viel ungünstiger als im Arenicola-Watt, wo es während der gesamten Wachstumsphase größer

als 1 bleibt. Die Ursache liegt darin, daß im Arenicola-Watt vor allem sehr junge Tiere das gesamte Nahrungsangebot allein nutzen können, während sie es in den anderen Zonen mit den einjährigen Tieren teilen müssen. Wahrscheinlich stellt das Arenicola-Watt ein Kolonisierungsgebiet für junge Schnecken der Art Hydrobia ulvae dar. Hier beginnen immer wieder junge Tiere ihr Wachstum und besitzen daher sehr günstige Quotienten von Wachstum zu Energieverlust.

### 1.3 POPULATIONSWACHSTUM

#### a. Bestandsveränderungen

Die Gesamtindividuenzahl von Hydrobia ulvae zeigt verschiedene Phasen der Veränderungen (Tab.25). Vorherrschend ist jedoch eine abnehmende Tendenz der Populationen der drei Untersuchungsgebiete. Ein Wachstum der Gesamtpopulation ist nur von August bis September (1979) im Arenicola-Watt und im Sommer im Seegras-Watt (1980) zu erkennen. (Abb.24 ab)

Tab.25 Veränderungen der Individuendichte von Hydrobia ulvae im Jahr 1980 in 3 Wattgemeinschaften des Königshafens (Gesamtzahl  $\times 1000 \text{ m}^{-2}$ )

Monate:	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
Arenicola-Watt	88	91	101	87	84	98	71	91	92	
Seegras-Watt	-	216	82	113	85	45	91	106	104	149
Nereis-Corophium-Zone	-	-	21	125	74	105	46	48	29	-

Die Gesamtindividuenzahl erreicht im September 1979 ihr Maximum mit  $2,8 \times 10^5 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  und sinkt auf fast ein Drittel im Februar 1980. Im Laufe des Jahres sind die Veränderungen der Population geringfügig.

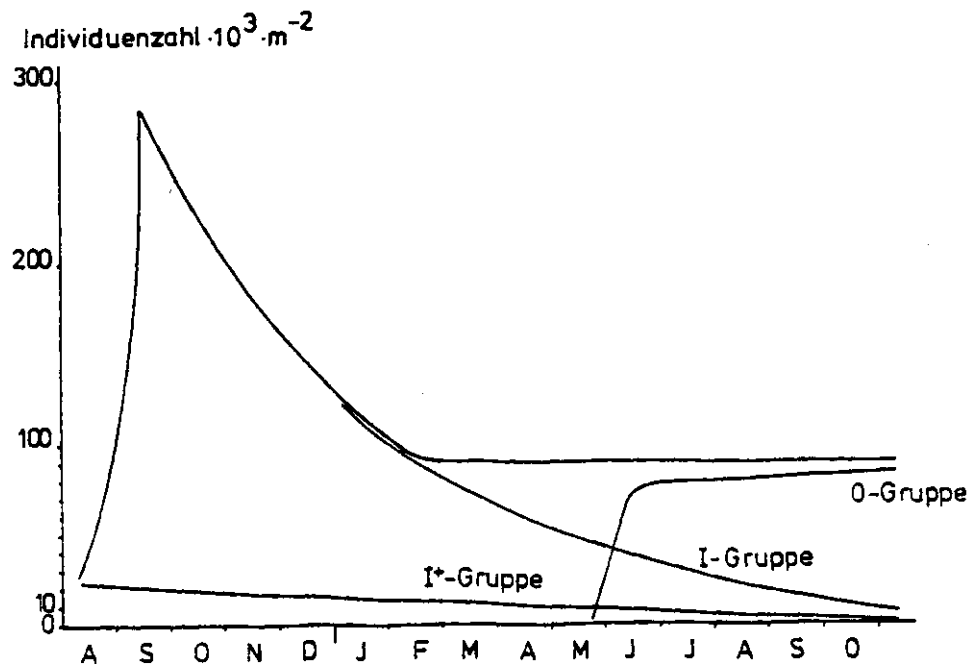
Im Seegras-Watt wurde im März ein sehr hoher Wert der Individuenzahl gemessen. Die Individuendichte sinkt sehr schnell im Frühjahr und Sommer und zeigt im Juni ihr Minimum. Von Juni an ist ein bemerkenswert hohes Ansteigen der Population zu beobachten und im November sind die Ausgangswerte nahezu wieder hergestellt. Für diesen Anstieg ist wahrscheinlich das durch die reiche Epiphyten-

bildung erhöhte Nahrungsangebot verantwortlich.

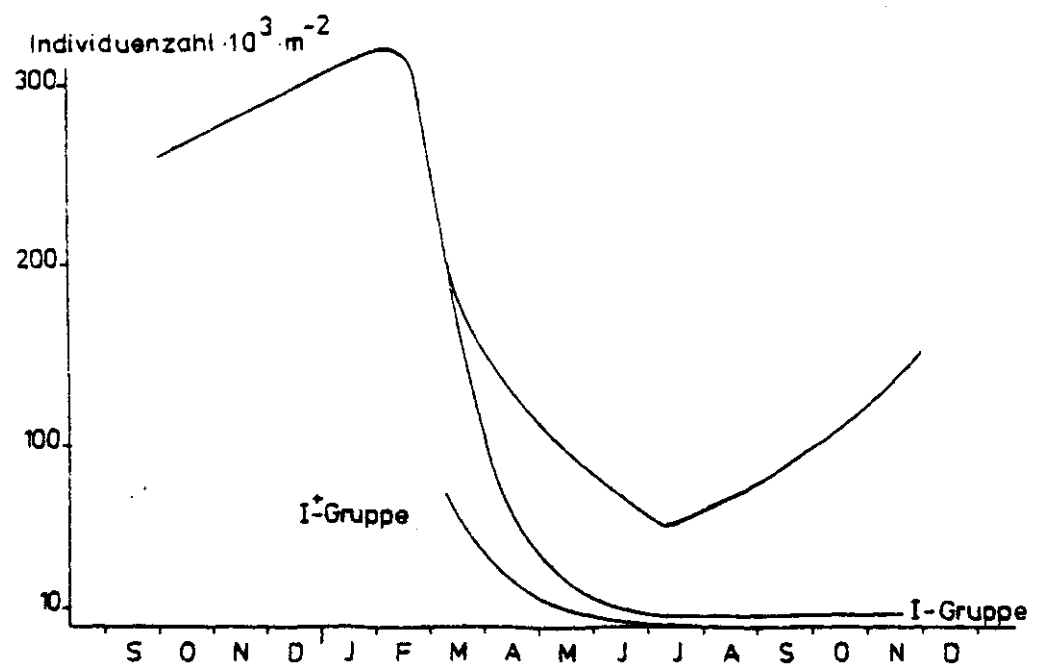
Gegenüber Arenicola- und Seegras-Watt ist die Anzahl von Hydrobia ulvae in der Nereis-Corophium-Zone nur gering (Abb.24 c) und (Tab.25). Im Mai besitzt die Individuenzahl ihr Maximum. Die Trendwenden in der Populationsentwicklung sind im wesentlichen durch den Wechsel der Dominanz der einzelnen Altersgruppen zu erklären. Die ältesten Tiere zeigen in allen drei Wattgebieten im Verlauf eines Jahres einen deutlichen Rückgang bis zum völligen Verschwinden im Juni 1980. In der Nereis-Corophium-Zone und Arenicola-Watt erfolgt die Abnahme kontinuierlich, im Seegras-Watt sind zu Beginn des Jahres 1980 noch sehr viele Tiere dieser Altersgruppe vorhanden. Ihre Abnahme im Winter und Frühjahr folgt deutlich einer Kurve mit konkavem Verlauf.

Von den am Ende der Untersuchung einjährigen Tieren (I-Gruppe) läßt sich im August/September 1979 Ansiedlung junger benthischer Stadien beobachten. In diese Zeit fällt ein deutlicher Anstieg der Individuenzahl dieser Gruppe bis zu einem Maximum von 282 095 Individuen  $\text{m}^{-2}$ . Doch bereits im Oktober fällt die Individuenzahl dieser Gruppe rasch. Dieser Trend setzt sich über die Wintermonate fort und schwächt sich im Frühjahr etwas ab. Bereits im Juli sind im Arenicola-Watt keine Tiere dieser Altersgruppe mehr vorhanden. Auch im Seegras-Watt sind zum Jahresbeginn zahlreiche Tiere dieser Gruppe vorhanden. Diese zeigen jedoch bis zum Juni 1980 einen starken Rückgang, sind dann von Juni an in relativ konstanter Anzahl im Seegras-Watt vorhanden. Das schwache Ansteigen der Zahlen in dieser Altersgruppe von Juni bis zum Jahresende im Seegras-Watt muß als Zuwanderung gedeutet werden.

In der Nereis-Corophium-Zone sind im Vergleich zu anderen Lebensräumen nur wenige einjährige Tiere vorhanden, sie zeigen eine deutlich absinkende Tendenz im Jahresverlauf und sind am Ende des Jahres nur noch in einzelnen Exemplaren vorhanden.



a



b

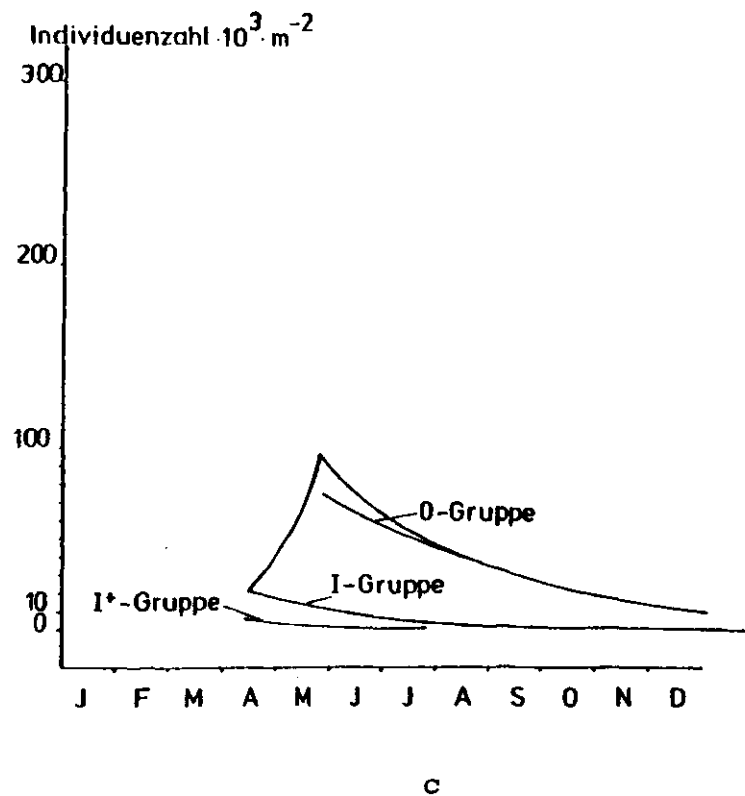


Abb.24 Bestandveränderungen bei verschiedenen Altersgruppen von *Hydrobia ulvae* im Arenicola-Watt (a), im Seegrass-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (c). Dargestellt ist die aus den empirischen Werten (für Hell- und Dunkelglocke = 12 Proben pro Monat) berechnete Kurve.

Die Jungtiere, die erst im Jahr 1980 im Benthos siedeln, sind eine Gruppe, die besonders die zweite Jahreshälfte von den Individuenzahlen her prägt. Im Arenicola-Watt erscheinen Tiere dieser Gruppe im Juni 1980. Bis zum Ende der Wachstums-saison steigt ihre Anzahl schwach.

Im Seegras-Watt lassen sich die ersten juvenilen Tiere ebenfalls im Juni nachweisen. Ihr Anstieg bis zum Jahresende erfolgt jedoch exponentiell. Durch diese Gruppe wird die Trendwende der Gesamtpopulation im Sommer hervorgerufen.

In der Nereis-Corophium-Zone ist die O-Gruppe im Mai in gleicher Größenordnung wie in den übrigen Wattgebieten vorhanden.

Die Tiere dieser Gruppe zeigen jedoch im Gegensatz zu den übrigen Zonen eine exponentielle Abnahme bis zum Ende des Jahres. Diese Altersgruppe prägt die Population besonders stark.

#### b. Wachstumstyp und spezifische Wachstumsrate

Die Population von Hydrobia ulvae zeigt in den drei Ge-meinschaften ein charakteristisches Muster für ihr Wachstum. Während der relativ kurzen Phase mit positiven Wachstumsraten (Brutfall im Arenicola-Watt, August/September 1979) steigt die Dichte exponentiell an und bricht dann abrupt ab, sowie alle Larvenstadien sich am Boden angesiedelt haben und Limitierungen aus der Umwelt an Wirksamkeit gewinnen. Diese Form der Wachstumskurve kann durch die Exponentialgleichung wiedergegeben werden:

$$rN = \frac{dN}{dt}$$

r	: spezifische Wachstumsrate
N	: Individuenzahl
t	: Zeit

Mit Hilfe dieser Gleichung lassen sich positive und negative Bestandveränderungen beschreiben.

An allen Standorten liegt eine positive Wachstumsrate nur in kurzen Zeiträumen vor (Arenicola-Watt: Aug./Sept.79, Seegras-Watt: Juli/Nov. 80, Nereis-Corophium-Zone: April/Mai 80). Vorherrschend sind die Phasen mit negativem Populationswachstum,

da es sich bei Hydrobia ulvae um eine Art mit diskontinuierlichem "Recruitment" handelt.

Die spezifische Wachstumsrate ( $r = \frac{\Delta N}{N \Delta T}$   $\bar{N}$  mittlere Individuenzahl,  $\Delta N$  Anstieg oder Abfall der Individuenzahl,  $\Delta T$  Zeitintervall) ist ein Ausdruck für die Differenz zwischen spezifischer Vermehrungsrate und momentaner spezifischer Sterblichkeitsrate. Bei negativen Werten für  $r$  überwiegt die Sterblichkeitsrate, bei positiven Werten die Vermehrungsrate. Bezogen auf die Gesamtpopulation ist der Wert in der Nereis-Corophium-Zone deutlich am geringsten mit -0.01 pro Tag. Im Arenicola-Watt liegt der Wert von Oktober 1979 bis Oktober 1980 bei - 0.003 pro Tag. Im Seegrass-Watt beträgt er von März bis Juli -0.01 pro Tag, von Juli bis November jedoch +0.007 pro Tag.

Aus der Wachstumsrate der O-Gruppe erhält man die Vermehrungsrate. In den untersuchten Populationen von Hydrobia ulvae können die juvenilen Tiere als jugendliche benthische Stadien einwandern oder von den adulten Tieren der Population erzeugt werden. Dies trifft nur für den Brutfall im Arenicola-Watt zu.

### c. Vermehrungsrate

Von einer geschlechtsreifen Schnecke werden bis zu 300 Eier in einer Laichsaison produziert (LINKE, 1939). Die maximale Vermehrungsrate liegt damit bei 0.82 Individuen pro Tier und Tag (bezogen auf ein Jahr). Die Eier werden jedoch nicht kontinuierlich während eines Jahres erzeugt, sondern in einer Laichsaison von 20 Tagen Dauer. Würden sämtliche 300 Eier und die daraus entstehenden planktischen Larven ohne Verluste das Alter erreichen, in dem sie sich im Benthos ansiedeln, und nimmt man für die Ansiedlung einen Zeitraum von 30 Tagen an, dann beträgt die maximale spezifische Vermehrungsrate, ausgedrückt als Zuwachs der benthischen Population während der Ansiedlungsphase, 10 Jungtiere pro Tier und Tag. Der tatsächlich gemessene Zuwachs durch die Ansiedlung junger Stadien ist jedoch geringer.



Im Arenicola-Watt liegt dieser Wert für die Zeit des Larvenfalls im August/September 1979 bei 1.29 Jungtieren pro adultem Tier und Tag. Nur 12.9 % der gelegten Eier bzw. der geschlüpften Larven erreichen demnach als benthische Stadien den Boden. Dies zeigt, daß Hydrobia ulvae ein höheres Vermehrungspotential besitzt, als sie realisiert.

Bei der Betrachtung des Populationswachstums fällt auf, daß die jungen Tiere der O-Gruppe während des Sommers im Arenicola-Watt und Seegras-Watt ebenfalls eine positive, spezifische Wachstumsrate aufweisen.

#### d. Sterblichkeitsrate

Die überwiegend negative Wachstumsrate von Hydrobia ulvae deutet darauf hin, daß die Populationsentwicklung im wesentlichen von der Sterblichkeit bzw. dem Verlust durch Freßfeinde geprägt wird. Vor allem gilt dies für die älteren Tiere der I<sup>+</sup>- und I-Gruppe. Während der Zeitpunkt, zu dem die I<sup>+</sup>-Gruppe sich im Benthos ansiedelt, nicht bekannt ist, fällt dieser für die I-Gruppe in die Zeit zwischen dem 14.8 und den 28.9.1979. Stellt man von 1000 siedelnden Schnecken die nach verschiedenen Zeiträumen vorhandene Anzahl überlebender Tiere dar, so erhält man für das Arenicola-Watt bei logarithmischer Darstellung ein Bild, das fast einer Geraden gleicht (Abb. 25). Das bedeutet, daß der Verlust an Tieren in jedem Alter der benthischen Lebensphase konstant ist.

Auch für die Nereis-Corophium-Zone erhält man eine Kurve dieser Form, nur erfolgt das Absinken der Zahl der Überlebenden hier noch rascher als im Arenicola-Watt.

Ein etwas anderes Bild ergibt sich für das Seegras-Watt. Die Kurve der Abnahme der Individuenzahl ist treppenförmig. Phasen mit steilem und flachem Abfall wechseln miteinander ab. Sie bewegen sich aber um einen mittleren Wert, der ungefähr der Lage des konstanten Absinkens der Anzahl Überlebender im

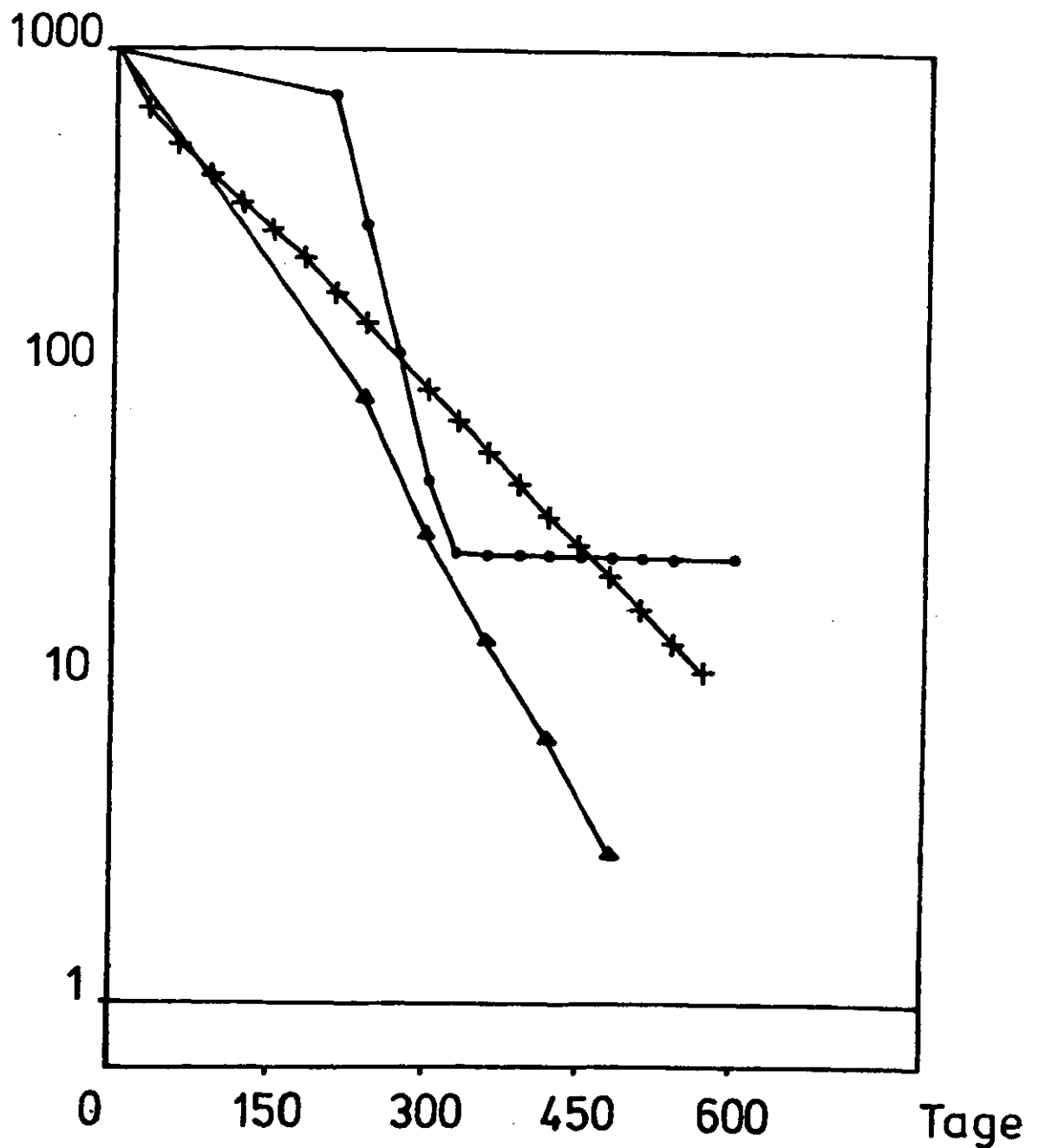


Abb.25 Anzahl überlebende Hydrobia ulvae je Tausend (Ordinate) aus dem Brutfall im August 1979 (Zeitpunkt 0), in Abhängigkeit vom Alter der Tiere (Abszisse). x-x Arenicolawatt, ●-● Seegras-Watt, ▲-▲ Nereis-Corophium-Zone.

Im Arenicola-Watt entspricht die Kurve einem relativ gleichbleibendem, altersspezifischen Überleben. Im Seegraswatt zeigt die Kurve Treppenform, d.h. Phasen starker Mortalität wechseln mit Phasen geringer Mortalität ab. In der Nereis-Corophium-Zone ist die Mortalität höher als im Arenicola-Watt und Seegras-Watt; es liegt jedoch auch hier ein gleichbleibendes, altersspezifisches Überleben vor.

Arenicola-Watt entspricht. Die Phasen des schnellen Absinken der Individuenzahlen fallen in das Frühjahr und den Frühsommer, wenn das Seegras noch nicht seine Blätter entwickelt hat. Der Verlust an Tieren ist in dieser Zeit stärker als von Sommer bis Herbst, wenn das Seegras dichte Bestände bildet, das den Tieren Schutz vor Turbulenzen und Freßfeinden bietet. Diese Zeiten zeigen sich in der Überlebenskurve als flach abfallende Kurvenabschnitte.

Rechnet man die Zahl der Überlebenden nicht vom Zeitpunkt des Ansiedelns im Benthos, sondern von dem Zeitpunkt der Eiablage oder des Schlüpfens der Larven, dann erhält man in jedem Fall eine Überlebenskurve von konvexer Form, in der vor allem die jüngsten Larvenstadien die höchsten Verluste zeigen.

#### e. Nettoreproduktionsrate

Vergleicht man nun die Daten der Vermehrungsrate mit denen der Überlebenskurve, läßt sich die Nettoreproduktionsrate berechnen. Sie ist ein Ausdruck für die Anzahl Nachkommen, die innerhalb einer Generation pro Individuum erzeugt werden.

Die I-Gruppe der untersuchten Population trägt die ersten Eier im April 1981. Die Tiere sind zu diesem Zeitpunkt 550-580 Tage alt. Es haben im April 1981 von 1000 Tieren des Larvenfalls des Jahres 1979 nur rund 14.1 (1.41 %) im Arenicola-Watt und 27.1 (2.71 %) im Seegras-Watt überlebt. In der Nereis-Corophium-Zone sind nur noch einzelne Tiere dieser Gruppe zu finden. Bei einer mittleren Eizahl von 300 pro Tier ergibt sich eine Nettoreproduktionsrate (Produkt aus altersspezifischer Überlebensrate und Nachkommen pro Individuum) von 4.23 im Arenicola-Watt und von 8.10 im Seegras-Watt. Mit jeder Generation würde sich die Population von H. ulvae im Arenicola-Watt vervierfachen, bedingt durch die höhere Zahl an adulten Tieren, wenn alle geschlüpften Larven als benthische Stadien den Boden erreichen würden. Geht man jedoch von einem durchschnittlichen Brutfall von 57.82 Individuen pro Tier und Laichphase aus, dann

ist die Nettoerproduktionsrate im Arenicola-Watt 0.82. Unter stabilen Bedingungen in der Natur erreicht die Nettoerproduktionsrate in bezug auf die Gesamtpopulation einen Wert von ungefähr 1 (PARIS et al, 1962 ). Unter diesen Bedingungen wird die Population während einer Generation gerade wieder ersetzt. Im Seegras-Watt ist die Nettoerproduktionsrate mit 1.56 höher als im Arenicola-Watt.

#### 1.4 PRODUKTION

##### Arenicola-Watt:

Für die Jahresproduktion werden nur die Werte von 1980 berücksichtigt, damit ein Vergleich mit den anderen Wattgebieten möglich ist. Im Arenicola-Watt beträgt die Jahresproduktion von Hydrobia ulvae  $21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Mit einer mittleren Biomasse von  $19.47 \text{ g m}^{-2}$  berechnet sich ein Verhältnis von Produktion zu Biomasse von 1.23. Das Minimum der Produktion von Hydrobia ulvae im Arenicola-Watt liegt bei  $\sim 2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$  im Februar/März (Abb. 27 a) (Tab. 26). Doch bereits im April/Mai erreicht die Produktion ihr Maximum von  $9.00 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$  bzw. 43 % der Jahresproduktion. In der folgenden Zeit sinkt die Produktion bis August, um im Verlauf des Spätsommers wieder anzusteigen. Während das Frühjahrsmaximum durch die Individuen der I-Gruppe hervorgerufen wird, kommt der Produktionsanstieg im Spätsommer durch die Tiere der O-Gruppe zustande. Im Arenicola-Watt ist also die gleiche Grundtendenz wie im Seegras-Watt zu erkennen. Ein Unterschied liegt darin, daß die I-Gruppe im Arenicola-Watt bereits im Juni verschwindet. Durch die längere Beobachtungsphase können auch Produktionswerte für die Zeit des Brutfalls und für die Wintermonate gewonnen werden.

##### Seegras-Watt:

Die Jahresproduktion von Hydrobia ulvae beträgt im Seegras-Watt  $41 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Mit einer durchschnittlichen Biomasse dieser Art von  $25.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  ergibt sich hieraus ein Verhältnis von Produktion zu Biomasse von 1.63.

Bereits in den ersten Frühlingswochen des März erreicht die Produktion von Hydrobia ulvae im Seegras-Watt ihr Maximum, daß

über denen der anderen Wattgebiete liegt (Abb.26 b) (Tab.26). Durch das reiche Nahrungsangebot und den geringen Energieverlust zu dieser Zeit kann der größte Teil der Nahrungsenergie von den Tieren für das Wachstum ausgenutzt werden. Darüber hinaus zeigt Hydrobia ulvae nun die hohe zahlenmäßige Dichte von 216 000 Individuen  $\cdot m^{-2}$ . Bis zum Mai sinken die Produktionswerte. Im Juni steigen sie wieder und nehmen zum Juli hin ab. Bis Ende Oktober halten die Tiere diesen Wert trotz sinkender individueller Wachstumsraten aufrecht. Gegen Ende der Wachstums-saison nimmt die Produktion weiter ab. Das Frühjahrsmaximum wird hauptsächlich von Tieren der I-Gruppe gebildet und in geringerem Umfang von Tieren der I<sup>+</sup>-Gruppe. Der hohe Wert im Juni ist, wie auch in der Nereis-Corophium-Zone, eine Folge des Wachstumsmaximum der Nullgruppe, die von Juni an die Population bestimmt. Der Sommerwert erreicht jedoch nicht die Höhe des Frühjahrsmaximums, so daß die Jahresproduktion im Seegras-Watt im Unterschied zur Nereis-Corophium-Zone hauptsächlich durch das Wachstum im Frühjahr der I<sup>+</sup>- und I-Gruppe bedingt ist. In der zweiten Jahreshälfte bleibt die Produktion der Population lange Zeit auf einem konstanten Niveau. Trotz sinkender Wachstums-raten sorgen ansteigende Individuenzahlen für einen Ausgleich in der Produktion der Population. Der Grund für den Anstieg der Individuenzahlen ist vermutlich der ab Juni/Juli reichlich entstehende Bewuchs der Seegrasblätter durch Epiphyten als Nahrungsquelle.

#### Nereis-Corophium-Zone;

Die Jahresproduktion von Hydrobia ulvae beträgt in der Nereis-Corophium-Zone 14 g organische Substanz  $\cdot m^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Für eine mittlere Biomasse von 12.83 g  $\cdot m^{-2}$  ergibt dies einen P/B-Wert von 1.09.

Die Produktion von Hydrobia ulvae ist in der ersten Hälfte des Jahres höher als in der zweiten Hälfte (Abb. 27 c). Zu Beginn der Wachstumssaison liegt die Produktion bei 3 g  $\cdot m^{-2}$  pro Monat und sinkt im Mai auf 1.00 g organischer Substanz  $\cdot m^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$ .

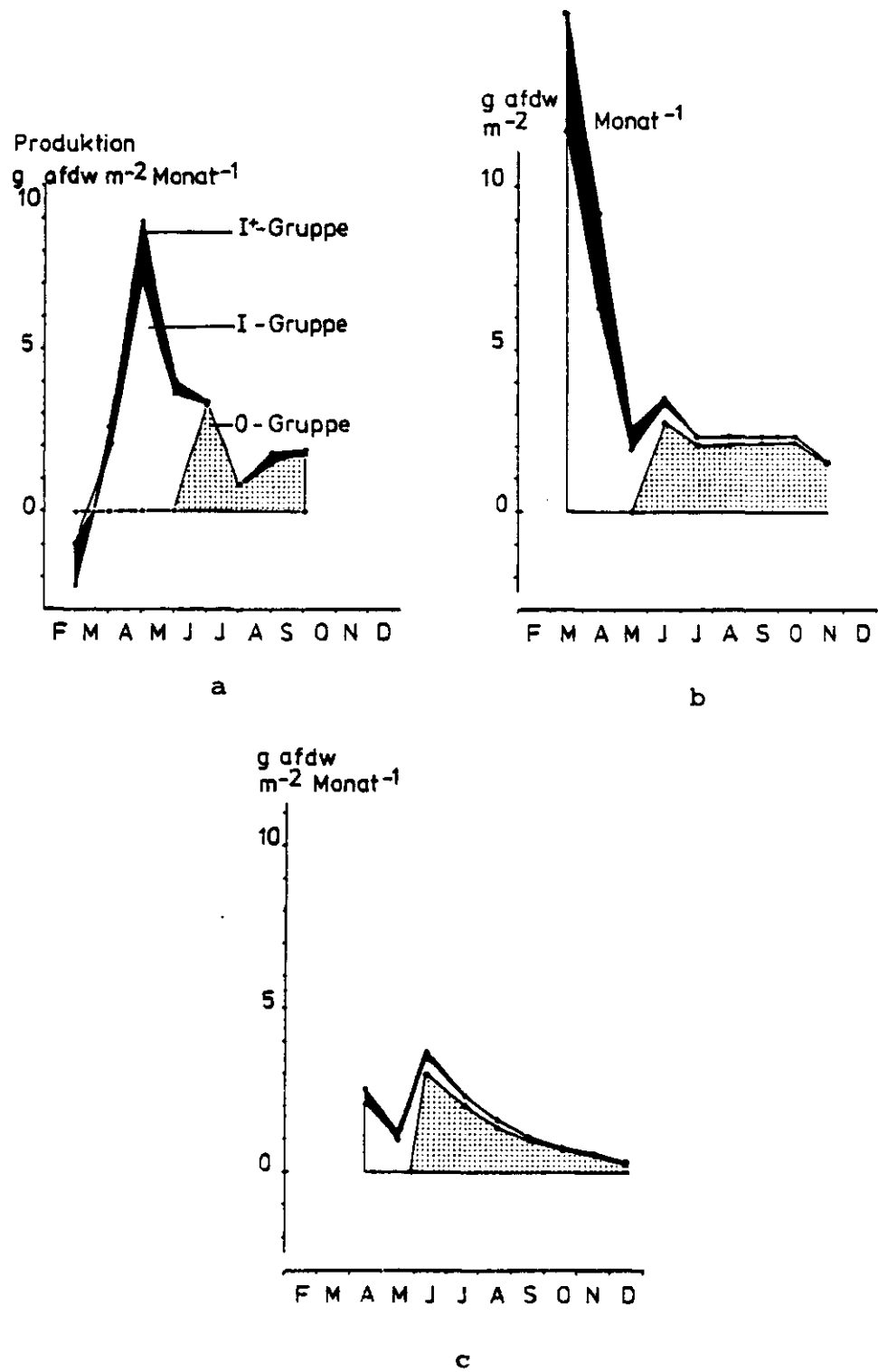


Abb.26 Monatliche Sekundärproduktion (g af dw) verschiedener Altersgruppen von *Hydrobia ulvae* im Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b), und Nereis/Corophium-Zone (c).

In der übrigen Zeit sinkt sie kontinuierlich und zeigt im Dezember nur noch Werte von  $0.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$ . Die Schwankungen in der Produktion sind durch die Unterschiede in der Produktion der einzelnen Altersgruppen bedingt. Jede Altersgruppe zeigt zu Beginn ihrer Wachstumsphase das Maximum an Produktion. Dieses Maximum erklärt sich aus den Maxima der individuellen Wachstumsraten zu Beginn einer Wachstumsphase. Außerdem zeigen die Tiere zu Beginn der Wachstumsphase ihre größte numerische Dichte. Für die Tiere der I<sup>+</sup>-Gruppe und der I-Gruppe ist daher bereits im April das Maximum der Produktion erreicht. Die Produktion sinkt anschließend kontinuierlich. Die Tiere der O-Gruppe erscheinen in der Nereis-Corophium-Zone Ende Mai und erreichen ihr Produktionsmaximum im Juni, zeigen aber dann den gleichen allmählichen Rückgang in der Produktion.

Tab. 26 Jahresgang der Produktion von *Hydrobia ulvae* in drei Wattgemeinschaften des Königshafens ( $\text{g afdw m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$ )

Monate	F/M	M/A	A/M	M/J	J/J	J/A	A/S	S/O	O/N	N/D
Arenicola-Watt	-2,32	2,64	8,95	4,07	3,41	0,85	1,81	1,92	-	
Seegras-Watt		15,44	8,38	2,56	3,44	2,32	2,33	2,34	2,36	1,56
Nereis-Corophium-Zone			2,56	2,32	3,65	1,59	1,06	0,77	0,54	0,26

#### 1.5 RESPIRATION

Um den Einfluß der Tiergröße auf die Respiration zu berücksichtigen, wurden die Messungen mit Tieren aus einem individuellen Größenbereich von  $10^{-4} \text{ g}$  bis  $10^{-2.8} \text{ g}$  durchgeführt. Die Respiration wird in  $\text{ml O}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{std.}^{-1}$  angegeben.

Die Messungen wurden bei Temperaturen von 0; 5 ; 10 ; 15 und  $20^\circ \text{ C}$  durchgeführt. Gewicht und Respiration bilden im logarithmischen Maßstab ein lineares Verhältnis. Die aus den Gewichts- und Respirationsdaten berechneten Regressionsgeraden sind in Tab. 27 zusammenfaßt. Die 95 % Vertrauensbereiche aller berechneter Korrelationsfaktoren schließen den Wert  $\rho = 0$  nicht ein, so daß von einer echten Korrelation ( $\rho \neq 0$ ) gesprochen

werden kann (  $P = 0.05$  ). (Abb.27).

Tab. 27 Regressionsgeraden zur größenspezifischen Respiration von *Hydrobia ulvae* bei verschiedenen Temperaturen

Temperatur:	0°C	$y = 0.68x - 2,43$	$r = 0,89$
	5°C	$y = 0,74x - 1,52$	$r = 0,57$
	10°C	$y = 0.84x - 0,75$	$r = 0,88$
	15°C	$y = 0,87x - 0,56$	$r = 0,99$
	20°C	$y = 0,90x - 0.33$	$r = 0,91$

Zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden bei 0° und 5°C, 5° und 10°C, 10° und 15°C, 15° und 20° C herrschen nach den Ergebnissen des statistischen Vergleichs zweier Regressionskoeffizienten (SACHS,1969) keine signifikanten Unterschiede, bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05.

ZEUTHEN (1953) gibt für poikilotherme Organismen eine Steigung der Regressionsgeraden von 0,75 an, wobei als Basis der dekadische Logarithmus des Naßgewichts gewählt wurde. Nach HEMMINGSEN(1960) ist eine Steigung von 0,75 für die meisten einzelligen Organismen, Pflanzen, poikilotherme und homoiotherme Tiere gültig und ist als Folge der Oberflächenproportionalität der Stoffwechselgröße und des Körpergewichtes anzusehen.

Um zu ermitteln, ob die in dieser Untersuchung für *Hydrobia ulvae* berechneten Regressionskoeffizienten zwischen Körpergröße und Stoffwechselgröße mit diesem allgemein gültigen Koeffizienten verträglich sind, wird die Differenz der gemessenen Steigung mit der theoretischen Steigung statistisch geprüft. Es zeigt sich hierbei, daß alle ermittelten Regressionskoeffizienten mit dem theoretischen Wert von 0,75 verträglich sind, mit Ausnahme der Meßreihe bei 15 °C. Die gemessenen Regressionsgeraden werden nicht auf einen mittleren Regressionskoeffizienten zurückgerechnet, um nicht eventuell aktivitätsbedingte Verschiedenheiten und daher indirekt temperaturbedingte Unterschiede von vornherein auszuschließen.

Die gemessenen Regressionskoeffizienten werden gegen die Temperatur aufgetragen. Das Verhältnis läßt sich einer Geraden-



gleichung in der Form  $b = 0,0114 \times T - 0,69$ . mit T=Temperatur, anpassen. Aus dieser Gleichung werden die Regressionskoeffizienten für die in situ Temperaturen bestimmt. Die Konstante a aus der Regressionsgleichung: Sauerstoffverbrauch - afdw Trockengewicht wird gegen die Temperatur aufgetragen. Im Temperaturbereich von  $0-20^{\circ}\text{C}$  liegen die Werte für a auf einer Geraden mit der Gleichung  $a = 0,0025 \times \text{Temperatur} - 0,05$ .

Bei der Übertragung von Respirationsdaten, die im Labor gewonnen werden, auf Freilanddaten spielt der Aktivitätszustand der Tiere eine wichtige, wenn auch schwer zu erfassende Rolle. Um zu gewährleisten, daß der Aktivitätszustand der Labortiere in etwa dem der Tiere im Freiland entspricht, werden die Tiere am Tag der Labormessung während der Ebbe gesammelt und erst unmittelbar vor der Messung werden die Versuchskammern mit sauerstoffgesättigtem Wasser gefüllt. Es kann dabei beobachtet werden, daß die Tiere aus dem Sediment hervorkriechen, sich aktiv bewegen und in die oberen Teile des Respirationsgefäßes wandern. Ähnlich verhalten sich die Tiere im Freiland bei Eintritt der Flut. Sie verlassen das Sediment, in dem sie bei Niedrigwasser ruhend verbracht haben, beginnen zu fressen und bewegen sich aktiv.

Im Winter, bei Temperaturen um  $0^{\circ}\text{C}$ , bleiben die Tiere auch bei Flut im Sediment verborgen. Auch im Labor zeigten sich die Versuchstiere bei diesen Temperaturen inaktiv. Da die Leistungsraten während der Flut im wesentlichen denen aktiver Tiere entsprechen, können bei der Berechnung des Sauerstoffverbrauchs die Werte vom Beginn bis zum Ende der Messung verwendet werden.

Eine Untersättigung des Wassers mit Sauerstoff tritt im natürlichen Milieu am Untersuchungsstandort nicht auf. Die Messungen im Freiland zeigen an den meisten Tagen im Jahr eine Übersättigung mit Sauerstoff. Auch in den Respirationskammern in situ und im Labor wird durch die relativ kurze Meßzeit ein starkes Absinken des Sauerstoffgehaltes vermieden, so daß die Stoffwechselraten dadurch nicht beeinflusst werden.

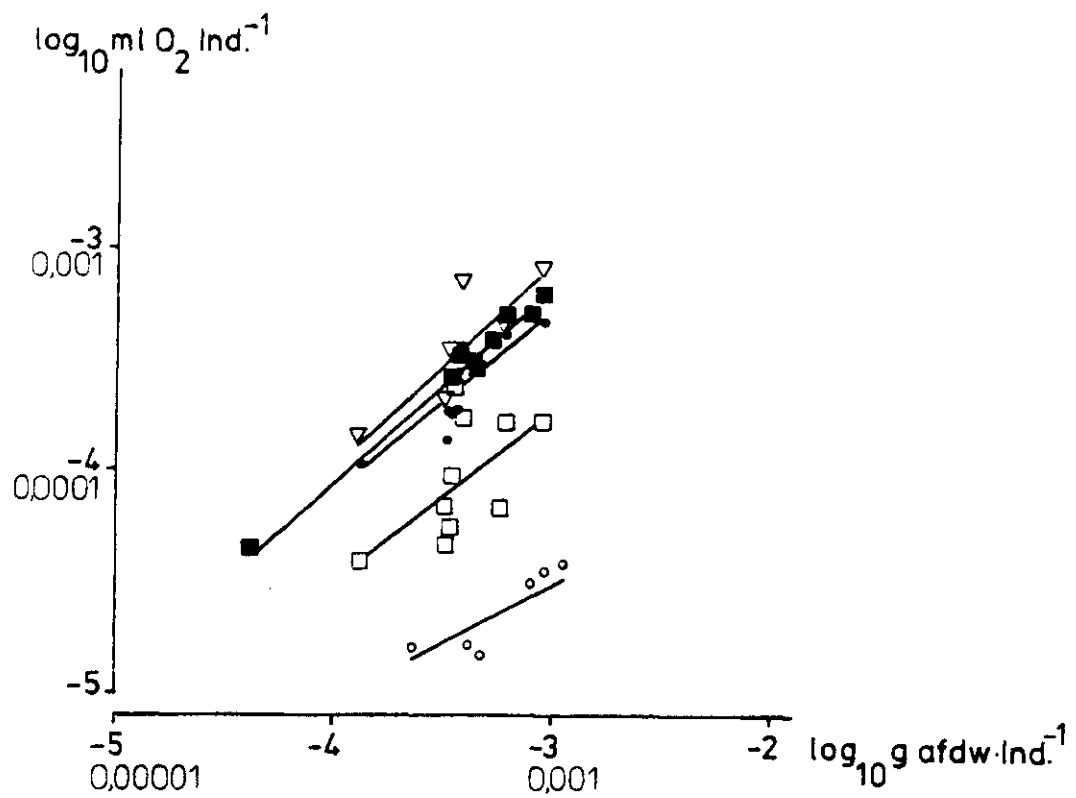


Abb.27 Größenabhängigkeit der Respiration ( $\log \text{ ml O}_2 \text{ Std}^{-1}$ ) von Hydrobia ulvae bei verschiedenen Temperaturen: (o) = 0°C, ( $\square$ ) = 5°C, ( $\bullet$ ) = 10°C, ( $\blacksquare$ ) = 15°C, ( $\nabla$ ) = 20°C. Die Gleichungen der Regressionsgeraden mit den zugehörigen Korrelationskoeffizienten: siehe Text-Seite.

Die Zeitpunkte für die Messungen bei verschiedenen Temperaturen werden so gewählt, daß die Versuchstemperatur jahreszeitlich der herrschenden Außentemperatur entspricht, so daß Temperaturadaptationen über längere Zeit entfallen und nur mit frisch gesammeltem Material gearbeitet wird. Die Labormessung dauert nie länger als maximal 6 std., gemäß der maximalen Wasserbedeckungszeit während der Flut.

Aus den genannten Daten der Respirationsraten kann nun allein aus der Kenntnis der Größenfrequenz und der Temperatur während der Freilandeinsätze die Respiration von Hydrobia ulvae sowohl in den Helliglocken- als auch Dunkelglockenversuchen bestimmt werden. Die Ergebnisse der Respiration von Populationen von H. ulvae im Jahresverlauf sind für die drei Zonen in Abb. 28 dargestellt.

Der Sauerstoffverbrauch der gesamten Population zeigt in den drei Lebensgemeinschaften ein unterschiedliches Bild.

Im Arenicola-Watt wird der niedrigste Respirationswert der Population von H. ulvae Ende Februar gefunden, von dieser Zeit an ist eine mehr oder minder gleichmäßige Steigerung zu beobachten. Ende Juli ist ein Wert von ungefähr  $22 \text{ ml } O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  erreicht. Im August tritt ein sehr niedriger Wert auf und im September ist das Maximum des Jahres erreicht. Im Oktober sinken diese Werte deutlich.

Im Seegrass-Watt steigt die Respiration von niedrigen Werten um  $7 \text{ ml } O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  im März/April von Ende April bis Mai auf Werte bis nahe  $32 \text{ ml } O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Bereits im Juni beträgt der Atmungswert nur noch die Hälfte von dem im Mai und Anfang Juli werden nur noch sehr geringe Atmungswerte zwischen  $7.5 \text{ ml } O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  und  $11.5 \text{ ml } O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  gemessen. Von Juli an steigt die Respiration pro  $m^2$  wieder deutlich und erreicht im September ihren höchsten Wert

( über  $32 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  ). Ab September sinken die Werte wieder.

In der Nereis-Corophium-Zone erreicht die Population zu Beginn des Juni die höchsten Atmungswerte mit bis zu  $2.04 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Im Verlauf des Sommers und Herbstes verringern sich die Sauerstoffwechselraten bis auf minimale Werte um  $1.20 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ .

Die Respirationswerte der Population von H. ulvae der drei Standorte zeigen eine signifikante Korrelation sowohl mit der Temperatur als auch mit der Biomasse. Für die Korrelation mit der Temperatur ergibt sich ein partieller Korrelationskoeffizient von  $0.77 (\hat{r} > t ; \text{signifikant von Null verschieden})$ .

Die Beziehung von Respiration und Biomasse ergibt einen partiellen Korrelationskoeffizienten von  $0.73 (\hat{r} > t ; \text{signifikant von Null verschieden})$ .

Nach multipler Regression der Respirationswerte, der Temperatur- und der Respirationsdaten ergibt sich die Gleichung

$$\text{Respiration} = - 15.46 + 1.53 \text{ Temperatur} + 0.97 \text{ Biomasse ( g afdw )}$$

Der multiple Korrelationskoeffizient beträgt  $R = 0.82$ , das Bestimmtheitsmaß  $R^2 = 0.67$ .

In dem Verhältnis von Respiration der Population zu Biomasse ( R/B-Verhältnis) zeigen die drei Populationen der untersuchten Lebensgemeinschaften große Ähnlichkeit (Abb.28). Das R/B-Verhältnis der Population des Arenicola-Wattes steigt von  $0.05$  ( Ende Februar ) auf  $1.11$  im Juli und verringert sich im Oktober auf einen Wert von  $0.3$ .

Im Seegras-Watt wird das Maximum des R/B-Verhältnis mit  $1.0$  bereits Anfang Juni erreicht, in der Nereis-Corophium-Zone Anfang Juli.

Das R/B-Verhältnis spiegelt besonders die Einflüsse der

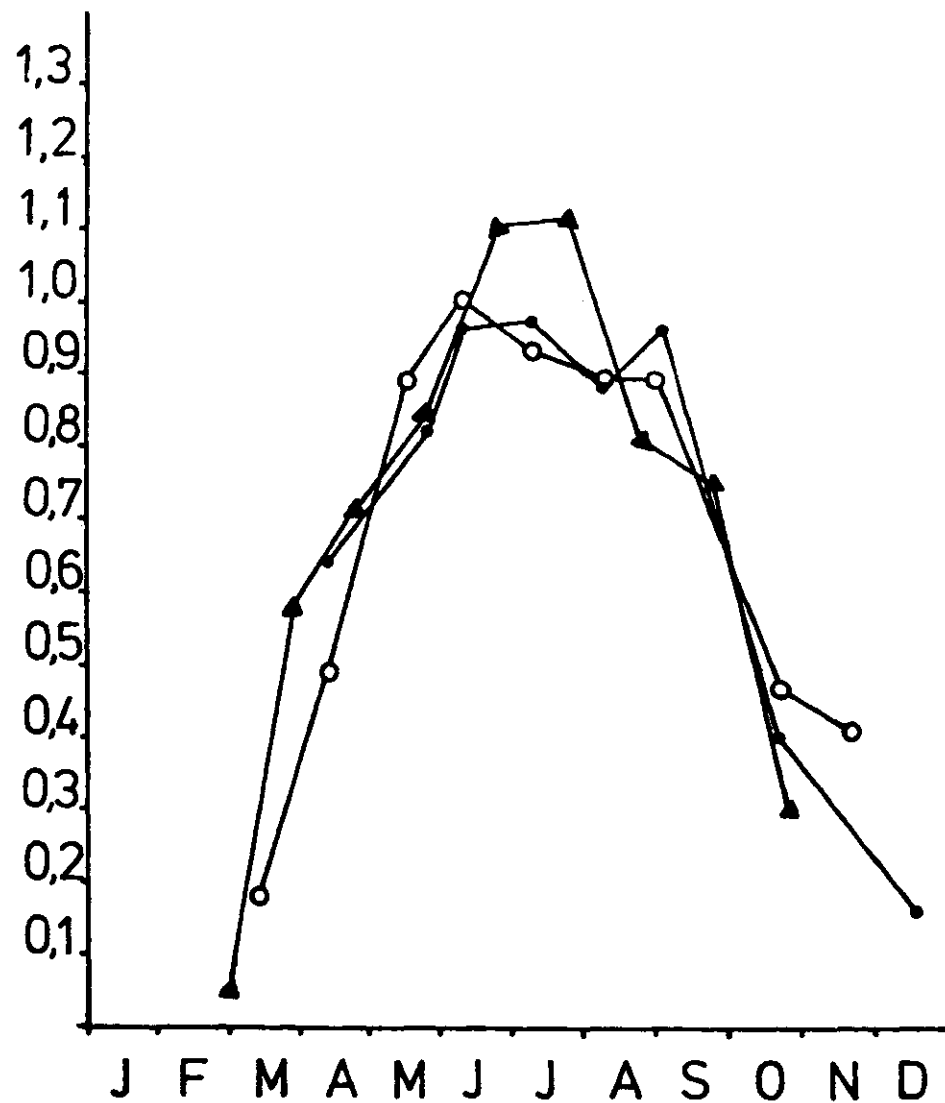


Abb.28 Respirationsrate der Hydrobia-Population (ml O<sub>2</sub> Std<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup> afdw ) im Arenicola-Watt (▲), Seegras-Watt (○), und in der Nereis-Corophium-Zone (●). Die Werte gelten für die Bedeckungszeit.

Alterszusammensetzung der Population wieder. So sind die hohen R/B-Werte im Arenicola-Watt im Juni/Juli durch den großen Anteil an juvenilen Tieren der Gesamtpopulation zu erklären, die höhere spezifische Respirationsraten besitzen als die älteren Tiere. Verglichen mit dem Einfluß der Temperatur auf die R/B-Werte der Population ist der Einfluß der Alterszusammensetzung sonst eher geringer.

#### 1.6 ENERGIEFLUSS

Der Energiefluß durch eine Population entspricht der Gesamtassimilation an Nahrungsenergie in dieser Population. Dies ist gleichbedeutend mit der Summe von Produktion, Biomasse und Atmung.

Für die Berechnung des Energieflusses werden die für 10-Tage-Intervalle berechneten Produktionsdaten verwendet. Anhand der mittleren Wassertemperatur für das gleiche Zeitintervall wird der Energieverlust aus dem bereits beschriebenen Zusammenhang zwischen Temperatur und Respiration bestimmt und in asche-freiem Trockengewicht bzw. Kalorien angegeben.

Um bei der Berechnung des Energieflusses den Ebbe- und Flut-aspekt zu berücksichtigen, muß für die Population des Arenicola-Watts und der Nereis-Corophium-Zone während der Zeit ohne Wasserbedeckung mit der Ruheatmung der Tiere gerechnet werden, da die Sedimente in diesen beiden Gebieten in der Regel völlig trocken fallen und die Tiere diese Zeit ruhend im Sediment verbringen. Das Seegras-Watt dagegen zeigt auch bei Niedrigwasser eine flache Wasserbedeckung, die den Tieren hinreichend Bewegungs- und Freßaktivität ermöglicht. Die Atmung aktiver Meerestiere beträgt nach den Daten verschiedener Autoren das 2-3 fache der Atmung ruhender Meerestiere (NEWELL, 1979).

Die Atmung bei Ebbe entspricht bei vielen Arten des Gezeitenbereichs nach den bisherigen Untersuchungen etwa der Ruheatmung, sofern es sich um Arten handelt, die nicht über zusätzliche Anpassung

verfügen, um atmosphärischen Sauerstoff zu nutzen, wie dies z.B. von Littorina littorea, Cerastoderma edule und Carcinus maenas bekannt ist (NEWELL 1979, BOYDEN 1972). Von Hydrobia ulvae ist die Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff bisher nicht bekannt. Aus dem Verhalten der Tiere bei Niedrigwasser läßt sich jedoch erkennen, daß sie sich in Ruhe befinden. Der Sauerstoffverbrauch der Population pro Tag entspricht dem Sauerstoffverbrauch aktiver Tiere multipliziert mit  $\frac{(h_{\text{Flut}} + fh_{\text{Ebbe}})}{24}$ , wobei h : Anzahl Stunden.

Der Wert von  $\frac{(h_{\text{Flut}} + fh_{\text{Ebbe}})}{24}$  beträgt unter der Annahme von  $f = 0.4 = \text{Ruherate zu Aktivrate}$  für das Arenicola-Watt 0.7 für die Nereis-Corophium-Zone 0.5.

In dem Temperaturbereich unter 5°C zeigen die Tiere der Art Hydrobia ulvae auch bei Flut keine Aktivität, die Leistungsraten entsprechen während des ganzen Tages der Ruheatmung.

Tab. 28 Jahresgang des Energieflusses durch Hydrobia ulvae in 3 Wattgemeinschaften im Königshafen (g afdw m<sup>-2</sup> 10 Tage)

Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Arenicola-Watt	0,65	0,59	0,48	0,78	1,88	4,55	3,79	6,38	4,70	4,07	-	-
Seegras-Watt	-	-	1,80	1,71	1,72	4,25	3,70	6,99	5,62	5,53	2,22	-
Nereis-Corophium-Zone	-	-	-	0,46	2,07	4,59	3,11	3,40	1,83	0,88	0,36	0,38

Im Arenicola-Watt beträgt der Energiefluß durch die Population in der Zeit von Februar bis Mitte März  $\pm 0 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Tag}^{-1}$  (Tab.28) (Abb. 29 a). Erst Ende März ist ein deutlicher Energiefluß meßbar. Im Laufe des Frühjahrs steigen die Werte für den Energiefluß rasch. Bereits im Mai übertreffen sie die maximalen Werte in der Nereis-Corophium-Zone. Während des Sommers bleibt die Höhe des Energieflusses im Arenicola-Watt etwa auf diesem Niveau. Ende Juni bis Ende Juli ist das Maximum des Energieflusses erreicht. Erst Ende August tritt ein deutlicher Abfall der Werte ein und bis Oktober verringert sich der Energiefluß.

Im Seegras-Watt zeigt der Energiefluß durch die Population von Hydrobia ulvae bereits im März das Maximum des Jahres (Abb.29 b).

Dies liegt allein an der sehr hohen Populationsdichte dieser Art während der Wintermonate, die bereits im folgenden Frühjahr rapide abnimmt. In gleicher Weise nimmt auch der Energiefluß von März bis Ende Mai ab. Doch bereits Ende Mai schnellte der Energiefluß erneut in die Höhe und sinkt Ende Juni wieder. Von nun an steigt der Energiefluß bis Anfang August und erreicht einen zweiten, hohen Wert. Von August bis November nimmt der Energiefluß ab.

Der Energiefluß durch die Population der Nereis-Corophium-Zone ist geringer als in den beiden anderen Gebieten (Abb. 29 c). Bedingt durch das Ansteigen der Biomasse der Tiere Ende Mai erfährt die Höhe des Energieflusses auch eine Steigerung, die noch durch das Ansteigen der Temperatur verstärkt wird. Anfang Juni ist dann das Maximum des Energieflusses erreicht. In der folgenden Zeit sinken die Werte bis zum Jahresende.

Der Energiefluß ist auf Jahresbasis im Seegras-Watt am höchsten mit  $76 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Jahr}^{-1}$ , gefolgt vom Arenicola-Watt mit  $44.92 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Jahr}^{-1}$  und der Nereis-Corophium-Zone mit  $22.40 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Jahr}^{-1}$ .

Den größten Teil am Energiefluß hat die Respiration der Tiere der Art Hydrobia ulvae. Legt man den Energiefluß eines Jahres zugrunde, dann wird in allen drei Gemeinschaften der Großteil der assimilierten Energie durch Respiration verloren (Tab.29). Entsprechend wird ein Fünftel bis ein Drittel der Energie für die Produktion genutzt. In den verschiedenen Jahreszeiten können diese Anteile unterschiedlich verteilt sein. Besonders im Frühjahr sind die Produktionsanteile höher als im Jahresdurchschnitt, da durch die tiefen Temperaturen der Energieverlust gering ist und das reiche Nahrungsangebot bereits gut genutzt werden kann.

Tab.29 Anteile von Respiration und Produktion am Energiefluß der Hydrobia ulvae Population pro Jahr

	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Zone
% Respiration	72,05	68,76	63,33
% Produktion	27,95	31,24	36,67



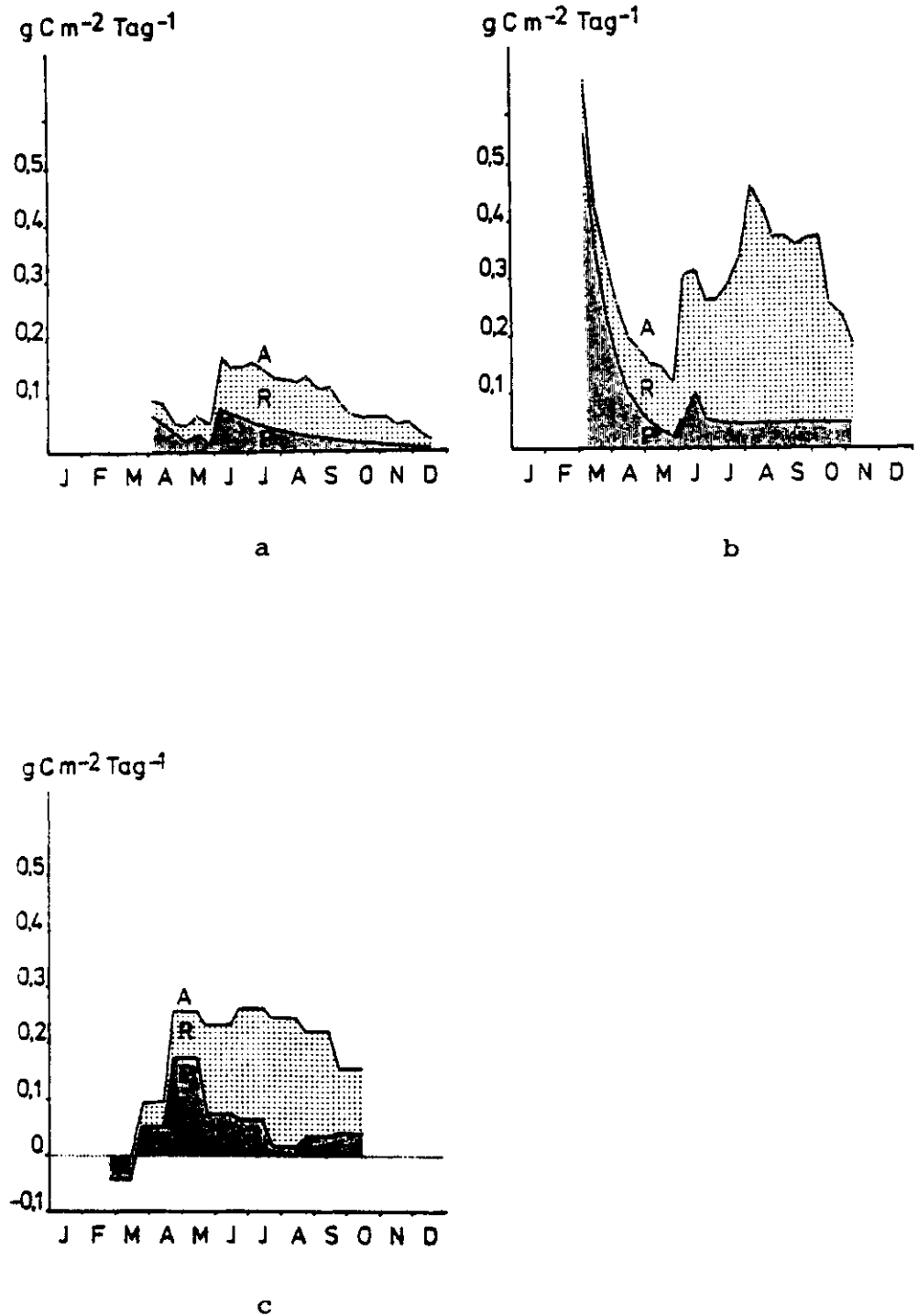


Abb.29 Energiefluß oder Assimilation (A) durch die Population von *Hydrobia ulvae* mit den Anteilen Produktion (P) und Respiration (R) (Alle Größen in g C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup>).  
c = Arenicola-Watt, b = Seegras-Watt, a = Nereis-Corophium-Zone.

## 2. MACOMA BALTHICA

### 2.1 INDIVIDUELLES WACHSTUM

Auf Grund der Gewichtsverhältnisse und der Jahresringe lassen sich drei Altersgruppen unterscheiden. Bei mehrjährigen Tieren handelt es sich um solche mit einer Schalenlänge über 10 mm, die meisten weisen eine Schalenlänge zwischen 10 und 14 mm auf. Größere Tiere kommen nur sehr vereinzelt vor. Tiere dieser Größenkategorie werden als II-Gruppe bezeichnet. Einjährige Tiere umfassen den Größenbereich von 4-10 mm und werden in der I-Gruppe zusammengefaßt. Jungtiere des Untersuchungsjahres bilden die Nullgruppe.

Im Arenicola-Watt erscheint die Nullgruppe im Laufe des Mai mit einem Anfangsgewicht von 0.0005 g (Abb. 30 a ). Sie wachsen bis Ende August auf nahezu das Dreifache ihres Ausgangsgewichtes heran, verlieren in der darauf folgenden Zeit jedoch wieder beachtlich an Gewicht. Die Tiere der I-Gruppe weisen im Februar Anfangsgewichte von fast 0.002 g auf und zeigen im März/April und besonders im Mai ein rapides Wachstum um das Vierfache. Bis Juni haben sie ihr Maximalgewicht von 0.009 g erreicht, danach sinkt ihr Gewicht wieder auf Werte um 0.007 g.

Mehrjährige Tiere (II-Gruppe) sind selten im Untersuchungsjahr. Sie fallen im Frühjahr durch ein starkes Wachstum auf. Im Juli erreichen sie ihr Maximalgewicht von 0.02 g. Anschließend verlieren sie an Gewicht bis zu einem Endgewicht von 0.017 g im Oktober.

Im Seegras-Watt erscheinen ebenfalls im Mai die ersten juvenilen Individuen von M. balthica ( Abb. 30 b ).

Sie zeigen hier bis zum Oktober ein positives Wachstum und wachsen in dieser Zeit von einem Anfangsgewicht von 0.00039 auf 0.00176 g heran. Bis November verlieren sie jedoch wieder beachtlich an Gewicht ( 0.00046 g ). Die einjährigen Tiere ( I-Gruppe ) zeigen ein sehr viel unregelmäßigeres Wachstum im Vergleich zu den Tieren der I-Gruppe im Arenicola-Watt. Auch im Seegras-Watt ist in dieser Altersgruppe im Frühling das Wachstum positiv, doch erreichen die Tiere im Juni nur

Gewichte von 0.00508 g, das entspricht nur fast der Hälfte des Gewichtes gleichaltriger Tiere im Arenicola-Watt. Ab Juli ist das Wachstum sehr unregelmäßig.

Die mehrjährigen Tiere zeigen im Seegras-Watt bis zum Juni ein positives Wachstum, doch bereits ab Juli/August verlieren sie wieder an Gewicht. Es ist auffallend, daß die Tiere dieser Gruppe im Seegras-Watt im Durchschnitt höhere Individualgewichte aufweisen als im Arenicola-Watt.

Am unregelmäßigsten verläuft das Wachstum von Macoma balthica in der Nereis-Corophium-Zone ( Abb. 30 c ). In allen drei Altersgruppen wechseln die Wachstumsraten sehr stark, so daß in der Bilanz nur ein geringer Zuwachs im Untersuchungsjahr aufgezeichnet werden kann.

## 2.2 POPULATIONSWACHSTUM

Im Arenicola-Watt steigt die Individuenzahl von Februar bis April auf das Doppelte ( Abb. 31 a ). Von Mai bis Juli ist die Anzahl geringer. Im Herbst ist die Dichte niedrig.

Im Seegras-Watt ist die Siedlungsdichte wesentlich höher als im Arenicola-Watt ( Abb. 31 b ). Die Population wächst anfänglich im Mai. Auch im Juni ist die Populationsdichte groß. Sie schwankt dann jedoch von Juli bis September um  $300 \text{ m}^{-2}$ . Im Herbst sinkt die Individuenzahl auf rund die Hälfte bis ein Fünftel.

In der Nereis-Corophium-Zone sind die Individuenzahlen von Macoma balthica am niedrigsten ( Abb. 31 c ). Sie steigen jedoch von April bis Juni deutlich an. In der übrigen Zeit des Jahres schwanken die Zahlen beachtlich. Im August wird das Maximum erreicht. Die Schwankungen der Populationsgröße der Art sind durch die Unterschiede in den Individuenzahlen der einzelnen Altersgruppen bedingt.

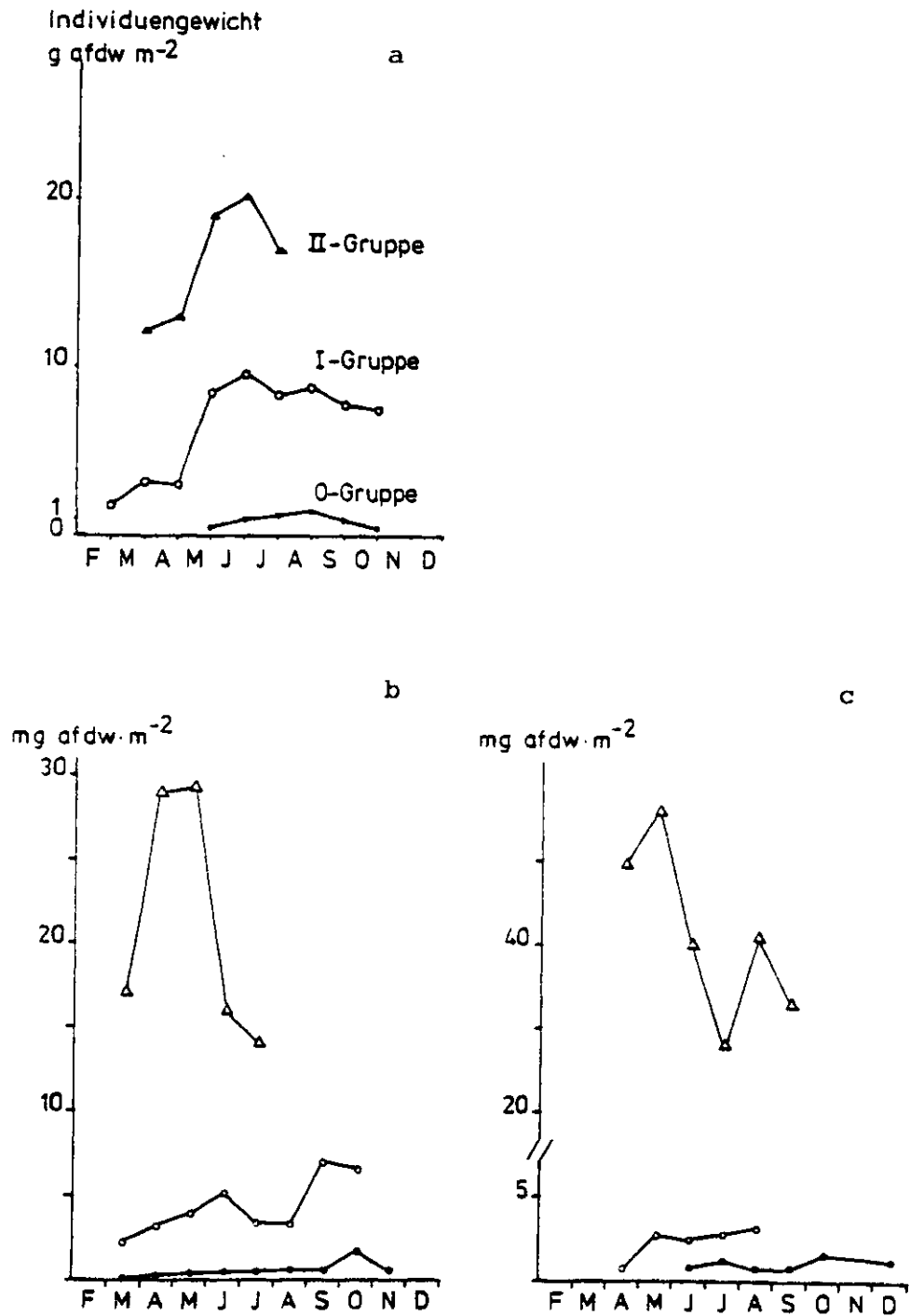


Abb.30 Veränderungen des Individuengewichtes verschiedener Altersgruppen (0-Gruppe, I Gruppe, II Gruppe) von *Macoma balthica* während des Untersuchungsjahres 1980 im Königshafen. Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b), Nereis-Corophium-Zone (c).

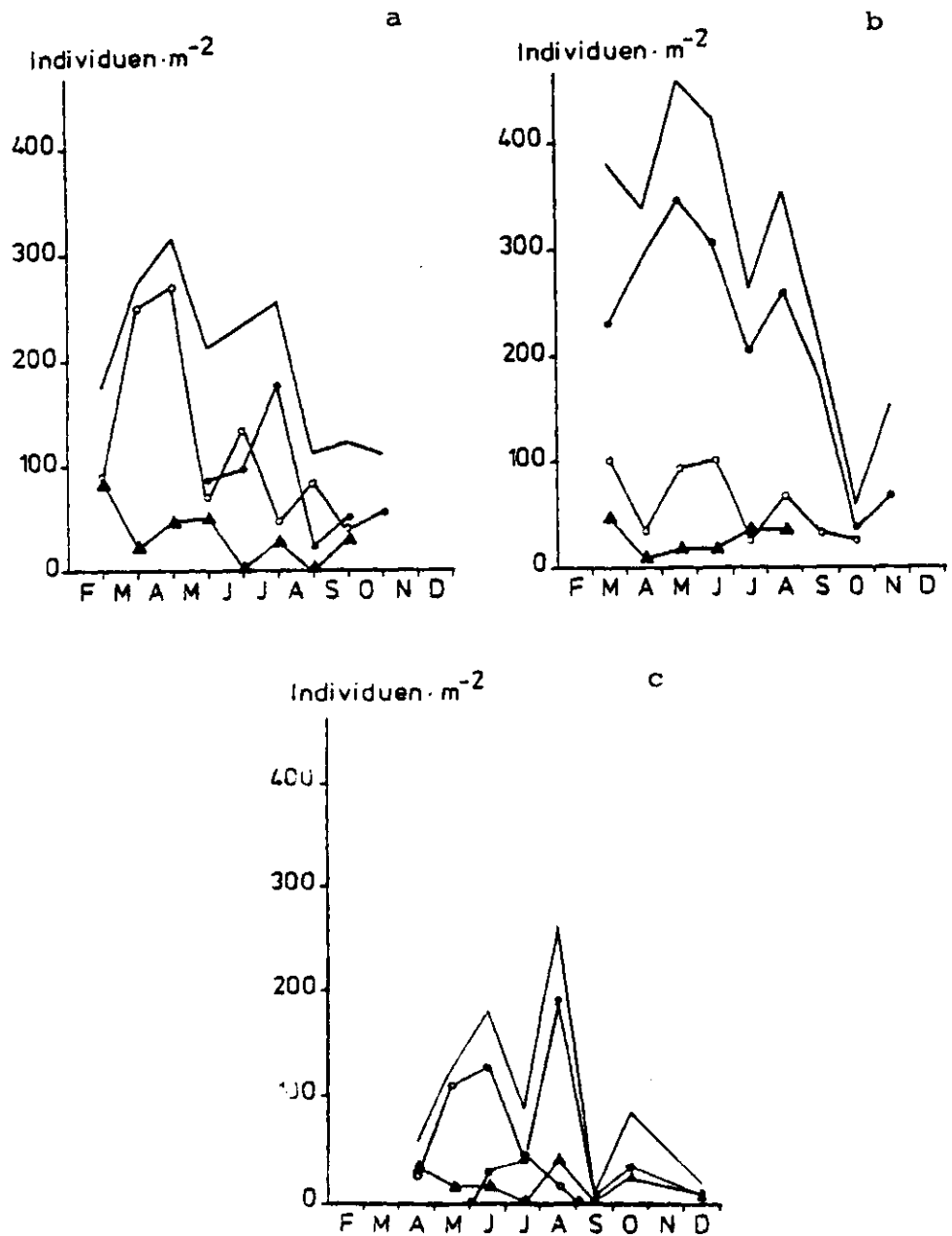


Abb.31 Veränderungen der Bestandsdichte der Gesamtpopulation ( obere Kurve ) und verschiedener Altersgruppen von *Macoma balthica* im Jahre 1980 im Arenicola-Watt (a), im Seegrass-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (c).

Tab.30 Gesamtindividuenzahl von *Macoma balthica* in 3 Wattgemeinschaften des Königshafens im Jahresverlauf

Monate	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Arenicola-Watt	178	274	315	212	233	256	110	122	110		
Seegras-Watt		379	339	458	423	263	362	212	60	153	
Nereis-Corophium-Zone			59	126	176	84	260	9	85		17

Im Arenicola-Watt steigt die Individuendichte in der O-Gruppe von Mai auf das Doppelte im Juli (Abb.31 a) und (Tab.31). Wahrscheinlich auf Grund der starken Sommerstürme geht die Zahl der juvenilen Tiere Ende August um 86 % zurück, steigt dann jedoch bis Oktober wieder langsam an. Die einjährigen Tiere siedeln im Arenicola-Watt am dichtesten. Von Mai bis Oktober schwankt ihre Dichte zwischen  $40 \text{ Ind.m}^{-2}$  und  $136 \text{ Ind.m}^{-2}$ . Die mehrjährigen Tiere (II-Gruppe) sind im Februar noch mit ungefähr  $90 \text{ Ind.m}^{-2}$  zu finden. Ihre Abundanz sinkt im Verlauf des Frühjahrs auf ungefähr ein Fünftel und pendelt sich auf einen Wert um  $30 \text{ Ind.m}^{-2}$  ein.

Tab. 31 Jahreszeitliche Veränderungen der Bestandsdichte verschiedener Altersgruppen von *Macoma balthica* im Arenicola-Watt (Individuen  $\text{m}^{-2}$ )

Monate	F	M	A	M	J	J	A	S	O
O - Gruppe				88	98	179	25	52	55
I - Gruppe	92	251	269	70	136	48	86	40	55
II- Gruppe	86	23	46	54	-	29	-	31	-

Im Seegras-Watt siedeln sich die jungen Tiere der O-Gruppe im Mai in großer Dichte an (Abb.31 b) und (Tab.32). Im Sommer vermindert sich die Zahl der jugendlichen Tiere im Seegras-Watt. Im August steigt die Zahl geringfügig. Im Herbst sinken die Individuenzahlen beachtlich. Die Zahl jugendlicher Tiere ist im Durchschnitt sehr viel höher als im Arenicola-Watt. Im Vergleich zum Arenicola-Watt ist die Individuendichte der einjährigen Tiere von *Macoma balthica* im Seegras-Watt sehr viel geringer. Die hohen Bestandsdichten im Frühjahr werden im Seegras nicht erreicht, hier liegen die Individuendichten nur zwischen  $34$  und  $102 \text{ Ind.m}^{-2}$ . Während des Sommers nimmt der Bestand der Tiere noch mehr ab. Die gleichen Tendenzen wie für die einjährigen Tiere gelten auch für die mehrjährigen Tiere. Sie sind jedoch

nur von März bis August in größerer Zahl anzutreffen.

Tab.32 Jahreszeitliche Veränderungen der Bestandsdichte verschiedener Altersgruppen von *Macoma balthica* im Seegras-Watt (Individuen m<sup>-2</sup>).

Monate	M	A	M	J	J	A	S	O	N
O - Gruppe	229	296	348	304	204	260	178	34	68
I - Gruppe	102	34	94	102	26	68	34	26	68
II- Gruppe	47	9	17	17	34	34	-	-	17

In der Nereis-Corophium-Zone sind die Verhältnisse ähnlich wie im Seegras-Watt. Auch hier erscheint die Nullgruppe erst im Juni und siedelt in sehr viel geringerer Anzahl. Im August steigt die Individuenzahl rapide an. Die Ursache dürfte wie im Seegras-Watt in den starken Sommerstürmen zu suchen sein. Mit Beginn des Herbstes sinkt die Anzahl der Tiere dieser Gruppe stark. Von den einjährigen Tieren sind die meisten in den Monaten Mai und Juni in der Nereis-Corophium-Zone vorhanden. Im Sommer sinken die Zahlen dieser Gruppe und ab September sind diese Tiere nicht mehr vorhanden. Die Muscheln der II-Gruppe zeigen zu Beginn der Untersuchungszeit noch relativ hohe Abundanzen. Ihr Bestand vermindert sich während des Sommers etwas.

Tab.33 Jahreszeitliche Veränderungen der Bestandsdichte verschiedener Altersgruppen von *Macoma balthica* in der Nereis-Corophium-Zone.

Monate	A	M	J	J	A	S	O	N	D
O - Gruppe	-	-	33	39	187	9	34	-	9
I - Gruppe	25	110	127	45	17	-	-	-	-
II- Gruppe	34	16	17	9	42	-	26	-	9

### 2.3 PRODUKTION

Die Produktion von *Macoma balthica* verläuft sehr unregelmäßig und zeigt große Unterschiede zwischen den drei Lebensgemeinschaften. Im allgemeinen ist eine positive Gesamtproduktion auf die Monate April bis Juli beschränkt. Im Arenicola-Watt erfolgt die gesamte positive Jahresproduktion in dieser Zeit (Abb.32) und (Tab.34). In der Nereis-Corophium-Zone und dem Seegras-Watt liegt das Maximum der Produktion bereits

im April. In der folgenden Zeit werden die Produktionswerte geringer. In der Nereis-Corophium-Zone zeigen die Tiere im Juli eine negative Gesamtproduktion. Im Seegras-Watt sind die Sommermonate Juni und Juli ebenfalls durch negative Gesamtproduktion charakterisiert. Im Spätsommer und Herbst zeigt die Produktion in diesem Bereich wieder positive Werte.

Im Arenicola-Watt ist der Produktionswert der O-Gruppe in der Zeit von Mai bis Juni positiv. Im Sommer geht die Produktion zurück. Das Maximum wird bereits von Juli/August erreicht und ist schon in der Zeit von August bis Oktober negativ.

Im Seegras-Watt sind die Produktionsverhältnisse der O-Gruppe günstiger (Abb.32 b) . Im Frühjahr (Mai/Juni) liegt der Wert in der gleichen Größenordnung wie im Arenicola-Watt. Der Wert geht im Sommer etwas zurück und erreicht auch im September/Oktober sein Maximum. Die Produktion der Herbst- und Wintermonate in diesem Gebiet ist wie in der Nereis-Corophium-Zone negativ.

In der Nereis-Corophium-Zone beginnt die Produktion der O-Gruppe im Mai ( Abb.32 b). In der Zeit zwischen Juni und Juli wird in dieser Gruppe keine positive Produktion beobachtet. Im August/September wird wieder organische Substanz aufgebaut und von September bis Oktober übertrifft die Produktion die des Frühsommers. Von Oktober bis Dezember ist die Produktion wieder negativ. Die Produktion der einjährigen Tiere ist im Arenicola-Watt und der Nereis-Corophium-Zone eindeutig frühjahrsorientiert. Das Maximum der Produktion liegt in der Nereis-Corophium-Zone in der Zeit zwischen April und Mai. Im Arenicola-Watt kann es in der gleichen Zeit einen noch viel höheren Wert erreichen, da die Anzahl der Tiere hier sehr viel höher ist und diese im Gegensatz zu den anderen Zonen in dieser Zeit einen individuellen Zuwachs um das Vierfache aufweisen.



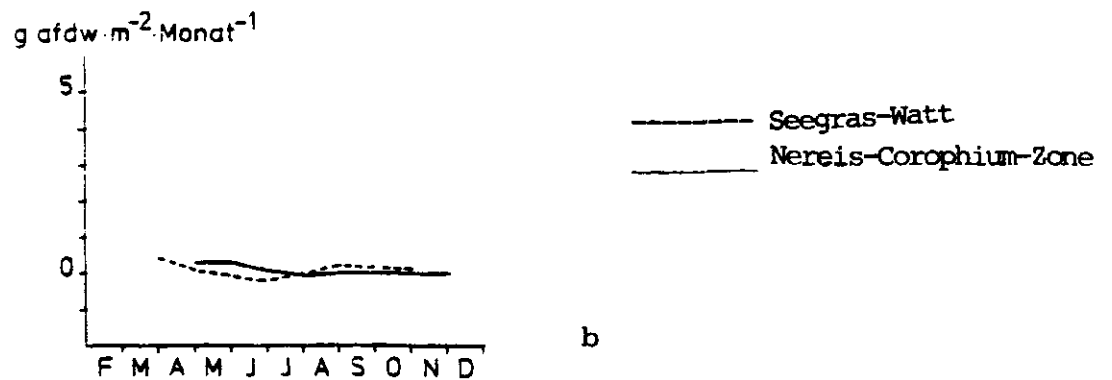
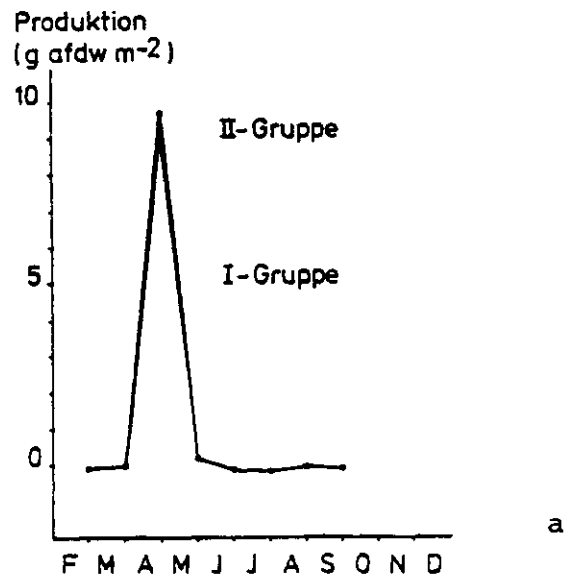


Abb.32 Produktion von Macoma balthica im Jahre 1980 im Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b) und in der Nereis-Corophium-Zone (b).

Im Seegras-Watt fällt das Produktionsmaximum der einjährigen Tiere in die Zeit zwischen August und September. Es ist sehr viel geringer als das im Arenicola-Watt.

Die mehrjährigen Tiere zeigen im Arenicola-Watt eine positive Produktion von März bis Juli. Das Produktionsmaximum wird von April bis Mai erreicht. Im Seegras-Watt verschwinden die mehrjährigen Tiere im Juli. Positive Produktion kann hier nur von März bis Mai gemessen werden. In der Nereis-Corophium-Zone sind mehrjährige Tiere nur in den Frühjahrsmonaten vorhanden und eine positive Produktion in der II-Gruppe beschränkt sich auf die Zeit zwischen April und Mai.

Insgesamt beträgt die Produktion von Macoma balthica im Arenicola-Watt, bezogen auf ein Jahr,  $9,28 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Das entspricht einem Verhältnis von Produktion zu Biomasse von 7,22.

Im Seegras-Watt liegen die Verhältnisse sehr ungünstig mit einer Jahresproduktion von  $0,66 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$  und einem P/B-Verhältnis von nur 0,90.

In der Nereis-Corophium-Zone wird nur die Hälfte der Produktion wie im Seegras-Watt erreicht mit  $0,34 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Das P/B-Verhältnis liegt hier bei 0,38.

Tab. 34 Jahresgang der Produktion von Macoma balthica ( $\text{g afdw Monat}^{-1}$ ) in 3 Wattgemeinschaften des Königshafens.

Monat	F/M	M/A	A/M	M/J	J/J	J/A	A/S	S/O	O/N
<u>Arenicola-Watt</u>									
O - Gruppe	-	-	-	0,03	0,004	0,07	-0,03	-0,03	
I - Gruppe	0,44	0,05	0,35	0,08	-0,17	-0,04	-0,006	-0,0095	
II- Gruppe	-0,53	0,03	0,32	0,02	0,02	-0,05	-0,05	-	
<u>Seegras-Watt</u>									
O - Gruppe	0,05	0,02	0,03	0,01	0,02	0,01	0,12	-0,01	
I - Gruppe	0,06	0,04	0,11	-0,11	-	0,19	-0,01	0,14	
II- Gruppe	0,32	0	0,23	-0,06	-	-	-	-	

Nereis-Corophium-Zone

O - Gruppe	-	-	0,02	0,06	0,01	0,02	-	-0,01
I - Gruppe	0,14	0,02	0,03	0,01	-	-	-	-
II- Gruppe	0,17	-0,26	-	-	-	-	-	-0,13

#### 2.4 RESPIRATION

Die Messungen der Respiration erfassen Tiere mit Individualgewichten von  $10^{-2.9}$  bis  $10^{-0.7}$  g a fdw . Die aus den Meßdaten gewonnenen Regressionsgeraden sind für die gewählten Versuchstemperaturen in Tabelle 34 angegeben ( Abb. 33 ). Die Korrelation zwischen Individualgewicht und Respirationsgröße ist signifikant (  $p \neq 0$ , VB 95 % ).

Tab.35 Regressionsgeraden zur größenspezifischen Respiration von *Macoma balthica* bei verschiedenen Temperaturen

Temperatur :	0° C :	$Y = 0,78x - 1,54$	$r = 0,87$
	5° C :	$y = 0,87x - 1,29$	$r = 0,91$
	10° C :	$y = 0,90x - 0,98$	$r = 0,88$
	15° C :	$y = 0,95x - 0,93$	$r = 0,94$
	20° C :	$Y = 0,97x - 0,84$	$r = 0,85$

Die Unterschiede zwischen den Regressionskoeffizienten sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05 nicht signifikant. Die experimentell ermittelten Steigungen sind mit einer Steigung von 0.75 verträglich. Die gemessenen Regressionskoeffizienten ergeben mit der Temperatur eine Korrelation in Form einer Geradengleichung :  $b = 0,802 + 0.0092 x$   
Der Achsenabschnitt läßt sich im gemessenen Temperaturbereich ebenfalls einer Geradengleichung anpassen. Die Gleichung lautet :  $a = 0.227 + 0.011097 x$

Die Atmung der Population von *Macoma balthica* ist in den drei Siedlungsgemeinschaften dargestellt. In der Nereis-Corophium-Zone erreicht die Atmung von *Macoma balthica* mit  $0.18 \text{ ml} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$  im Juni ihr Maximum. Das Minimum fällt in den September mit  $0.0012 \text{ ml} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ . Wegen den starken Unterschiede in den Biomasseverhältnissen schwanken die Atmungswerte dieser Art in der Nereis-Corophium-Zone sehr stark.

Im Seegras-Watt ist die Respiration im Mai am höchsten mit

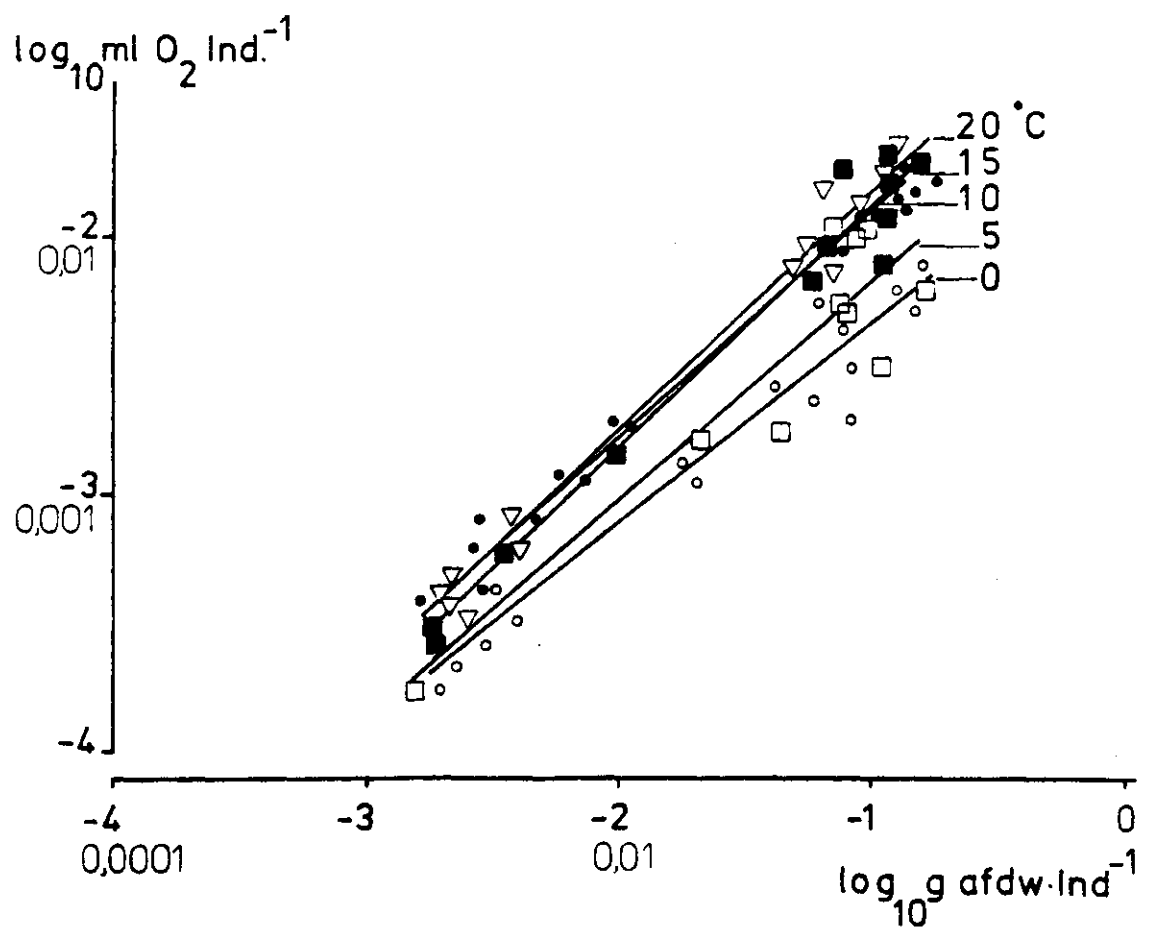


Abb.33 Größenabhängigkeit der Respiration von *Macoma balthica* bei verschiedenen Temperaturen (o) = 0°C; (□) = 5°C; (o) = 10°C, (■) = 15°C, (▽) = 20°C;

mit  $0.27 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ . Im Sommer verringert sich auf Grund der Biomasseverhältnisse dieser Wert und erreicht im Oktober sein Minimum von  $0.03 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ . Im November steigt der Wert wieder an. Die höchsten Atmungswerte werden im Arenicola-Watt erreicht. Das Maximum wird im Mai gemessen ( $0.31 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ ). Zum Herbst sinken die Werte auf ein Minimum von  $0.04 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ .

Die Respiration zeigt, bezogen auf die Biomasse (R/B-Verhältnis), große Ähnlichkeit zwischen den drei Siedlungsgemeinschaften. Das R/B-Verhältnis im Arenicola-Watt steigt von geringen Werten um 0.09 (Ende Februar) auf 0.34 im Mai und verringert sich im Oktober auf einen Wert um 0.10.

Im Seegras-Watt wird das Maximum des R/B-Verhältnisses erst im August erreicht (0.47). Das Minimum der Atmung zu Biomasse-Beziehung wird im März gemessen.

Bis zum November sinkt der R/B-Wert auf 0.20.

In der Nereis-Corophium-Zone vergrößert sich das R/B-Verhältnis von 0.12 im April auf 0.22 im Juli und fällt im Spätsommer und Herbst auf 0.09.

Die Maximalwerte des R/B-Quotienten sind rund dreimal kleiner als die von H. ulvae.

Eine Erklärung dafür liegt in der weitgehend sessilen Lebensweise von Macoma balthica gegenüber der aktiv beweglichen Art Hydrobia ulvae.

### 3. ARENICOLA MARINA

#### 3.1 INDIVIDUELLES WACHSTUM

Die Individuen von Arenicola marina lassen sich zur Untersuchungszeit in vier Größengruppen einteilen: 0.05; 0.10; 0.25; 0.25 g afdw.

Während im Arenicola-Watt alle vier Größenklassen vorkommen, fehlen im Seegras-Watt Tiere der größten Gruppe. In der Nereis-Corophium-Zone fehlt Arenicola marina.

Die Tiere der kleinsten Gruppe treten bestandsbildend nur im sogenannten Arenicola-Brutwatt im Grenzbereich von Seegras-Watt zur Nereis-Corophium-Zone auf.

Im Arenicola-Watt lassen sie sich zwischen Juli und November nachweisen. In dieser Zeit zeigen sie ein fallendes Individualgewicht (0.03 auf 0.02 g afdw, Abb. 35) und eine auf das Doppelte ansteigende numerische Dichte. Die Tiere dieser Größe stammen in der Regel aus Laichperioden des vorherigen Jahres.

Die Exemplare der nächstgrößeren Gruppe wiegen im Februar bereits 0.04 g und wachsen im Laufe des Sommers auf 0.13 g heran. Ab Ende Juli ist ihr Wachstum jedoch nur noch gering. Sie sind wahrscheinlich einjährig.

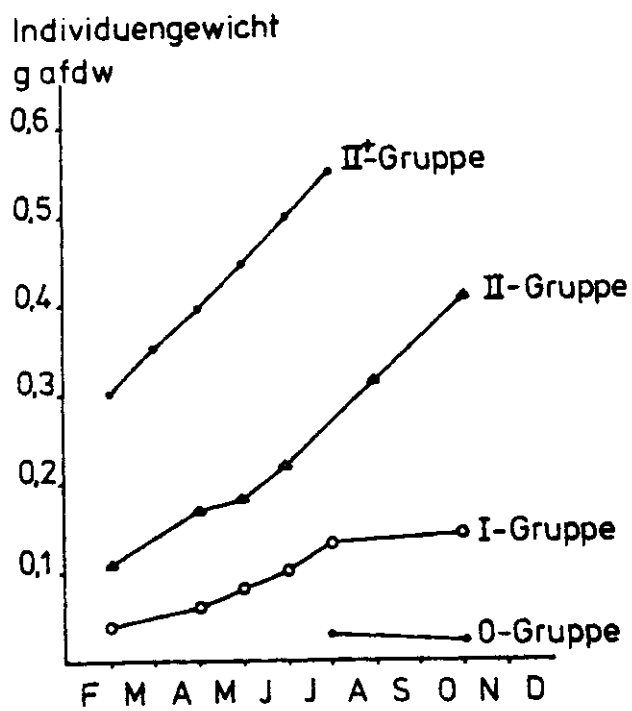
Die anderen Gruppen sind mehrjährig. Die Angehörigen dieser beiden Gruppen sind im Arenicola-Watt dominierend. Die starke Gewichtszunahme, die diese Tiere im Verlauf des Sommers zeigen, steht unter Umständen in Zusammenhang mit der Ausbildung der Laichprodukte (Abb. 34 a).

Im Herbst sind nur noch einzelne dieser Größengruppen vorhanden.

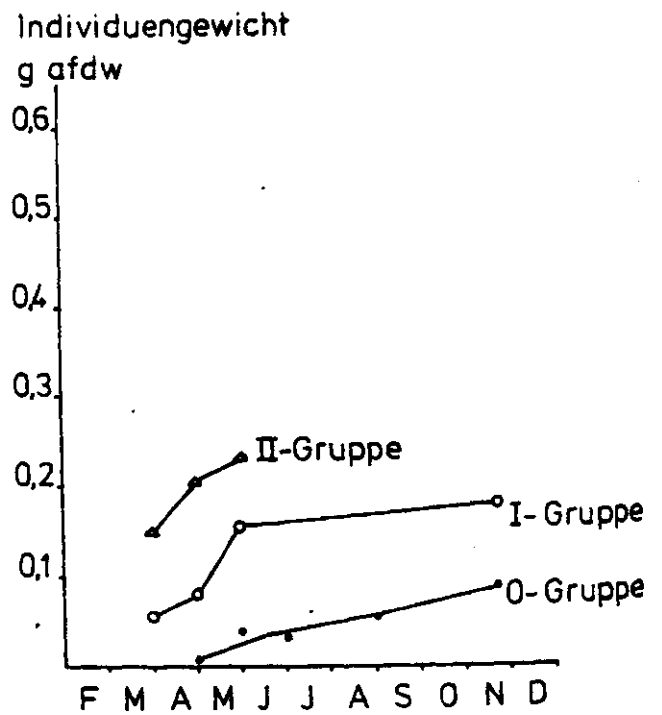
Im Seegras-Watt können die ersten Jungtiere der O-Gruppe bereits Anfang Mai nachgewiesen werden. Von dieser Zeit an steigen die Individualgewichte kontinuierlich bis zum Ende der Wachstumsphase von 0.005 g auf 0.09 g afdw (Abb. 34 b). Im Oktober 1980 treten in großer Anzahl sehr junge Tiere mit einem Individualgewicht von 0.0004 g im Seegras-Watt auf.

Die einjährigen Tiere zeigen bis Anfang Juni ein starkes Wachstum von 0.05 g bis 0.16 g afdw. Im Sommer kommen Tiere dieser Größenkategorie nur vereinzelt vor und im November ist das mittlere Individualgewicht dieser Tiere mit 0.175 g nur wenig höher als im Juni.

Von den mehrjährigen Tieren treten im Gegensatz zum Arenicola-Watt



a



b

Abb.34 Veränderungen des Individualgewichtes verschiedener Altersgruppen (0 Gruppe, I Gruppe, II<sup>+</sup> Gruppe), von *Arenicola marina* im Königshafen 1980. Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b).

nur die kleineren Tiere der Größengruppe II auf. Angehörige dieser Gruppe werden in größerer Anzahl nur im Frühjahr bis Anfang Juni gefunden. Während des Sommers fehlen sie völlig oder sind selten. Während der Zeit von April bis Anfang Juni zeigen die Tiere ein gutes Wachstum von anfänglichen Gewichten um 0.15 g auf Endgewichte um 0.25 g afdw.

### 3.2 POPULATIONSWACHSTUM

Im Arenicola-Watt steigt die Populationsdichte von 32 Individuen Ende Februar auf 61 Individuen pro m<sup>2</sup> Ende Mai ( Abb. 35 a ). Während des Sommers sinkt die Zahl der Tiere beachtlich und befindet sich Ende August bis Ende September auf dem niedrigsten Niveau des Jahres mit 5-7 Tieren pro m<sup>2</sup>. Gleichzeitige Zählungen der Fraßtrichter und Kothaufen geben für dieses Gebiet eine Durchschnittszahl von 18 Individuen pro m<sup>2</sup> im September mit einem Schwankungsbereich von 6 bis 26 Ind·m<sup>-2</sup>.

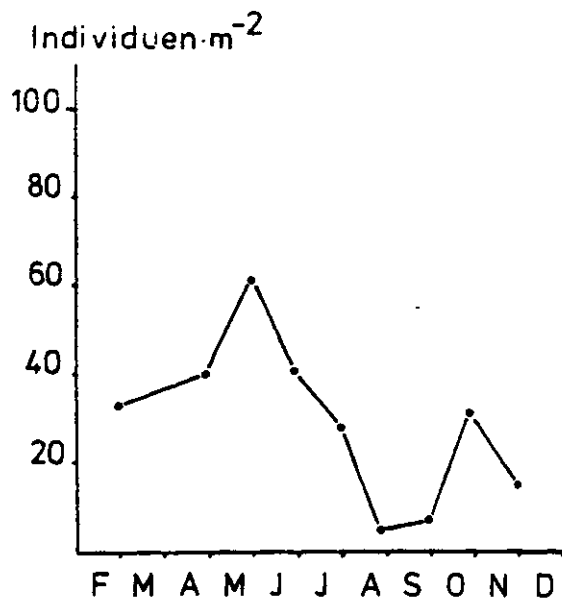
Es werden in diesem Zeitraum besonders viele sterbende Arenicola marina gefunden. Im Oktober steigt die Dichte der Tiere wieder auf 31 Individuen pro m<sup>2</sup>.

Im November wird auf Grund einer Flächenzählung ein Wert von 18 Individuen pro m<sup>2</sup> ermittelt.

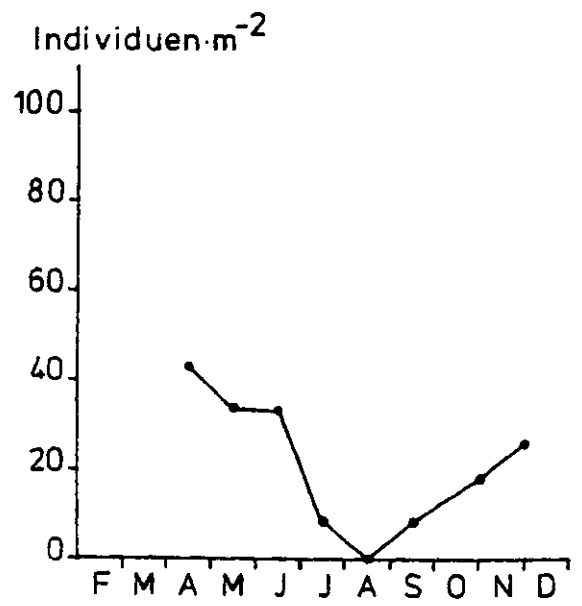
Im Seegras-Watt liegt die Dichte Anfang April bei 42 Individuen pro m<sup>2</sup> ( Abb. 35 b ). Es ist für dieses Gebiet der höchste Wert des Jahres. Im Mai und Juni sind ungefähr 34 Ind·m<sup>-2</sup> vorhanden. Anfang Juli ist die Dichte noch weiter auf 9 Ind·m<sup>-2</sup> abgesunken und Anfang August trifft man Arenicola marina nur noch stellenweise an, da jetzt der Bestand an Zostera noltii so dicht geworden ist, daß ausreichende Lebensbedingungen nur noch in Flächen mit dünnem Bewuchs gegeben sind.

Im Oktober geht das Seegras vor allem durch Wegfraß durch Ringelgänse zurück. In dieser Zeit kann ein Maximum an Arenicola-Ansiedlung beobachtet werden, das durch ganz junge Tiere von wenigen Wochen Alter bedingt ist. Im November haben





a



b

Abb.35 Veränderungen der Individuendichte von Arenicola marina im Königshafengebiet. Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b).

sich die Besiedlungsverhältnisse im Seegras-Watt wieder normalisiert ( 24 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>). Eine gleichzeitig durchgeführte Flächenzählung ergibt für den Oktober 18 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> und für den November 15 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>.

Junge Individuen treten im Arenicola-Watt in der meisten Zeit des Jahres nur vereinzelt auf. Im Herbst erreichen sie eine maximale Dichte von 12-13 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>.

Einjährige Tiere sind häufiger anzutreffen mit maximal 30 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. Doch sind auch sie meist in einer Dichte von 11 bis 16 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> vorhanden. Die mehrjährigen Tiere werden im Arenicola-Watt auf Grund der unterschiedlichen Körpergröße zwei Gruppen zugeordnet. Im Mai siedeln maximal 30 Tiere der Gruppe II auf einem Quadratmeter. In der übrigen Zeit sind es nur 5-8 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. Von den älteren Tieren der III-Gruppe werden 6-16 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> gezählt. Von August fehlen Tiere dieser zwei Gruppen im Arenicola-Watt.

Im Seegras-Watt sind im Frühling nur Angehörige der I-Gruppe ( 25 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) und der II-Gruppe (18 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) vorhanden. Zu Beginn des Sommers ( Anfang Juni) ist die Individuenzahl in beiden Gruppen auf 8 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> abgesunken. Im Laufe des Sommers sind dann die Würmer dieses Größenbereichs nur noch fleckenhaft verbreitet und fehlen in den dichten Seegrasbeständen ganz. Zum November sind Tiere der I-Gruppe wieder in etwas höherer Dichte ( 8 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) vorhanden. Juvenile Tiere erscheinen im Mai in geringerer Dichte von 8 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> und sind im Juli/August nur vereinzelt anzutreffen. Anfang September sind diese Tiere regelmäßiger anzutreffen. Im Oktober ist eine Massenbesiedlung durch sehr junge Tiere festzustellen, die für kurze Zeit in einer Dichte bis zu 84 Würmern pro m<sup>2</sup> siedeln, aber im November bereits nur noch in einer Größenordnung von 18 Würmern pro m<sup>2</sup> vorhanden sind.

### 3.3 PRODUKTION

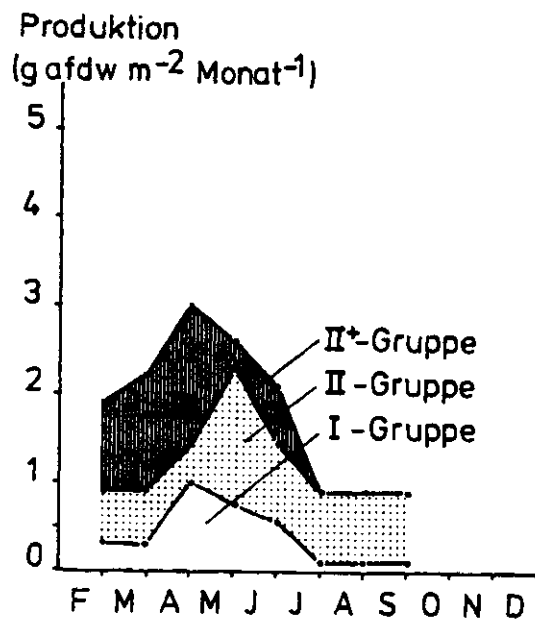
Im Arenicola-Watt zeigt die Produktion während der gesamten Untersuchungsperiode positive Werte (Abb. 36 a) und (Tab.36). Ein

Maximum wird in der Zeit von April bis Mai ermittelt. Im Spätsommer und Herbst sind die Produktionswerte sehr niedrig. Der überwiegende Teil der Produktion wird im Arenicola-Watt durch die Mehrjährigen der II und II<sup>+</sup>-Gruppe gebildet. Bereits von Februar- März ist die Produktion recht hoch. Sie steigt bis zum April an. Das Maximum erfolgt von Ende April bis Ende Mai. Von Mai bis Juni sind die Produktionswerte sehr viel geringer. Ab Juli fehlt diese Größengruppe. In der II-Gruppe beginnt die Produktion Ende Februar und sinkt Ende Mai geringfügig. Ende Mai bis Ende Juni erreicht die Produktion dieser Gruppe ihr Maximum, verringert sich und bleibt bis Ende des Jahres auf diesem Niveau. Die einjährigen Tiere zeigen von Februar bis Ende April eine geringe monatliche Produktion und erreichen von Ende April bis Ende Mai ein hohes Produktionsniveau. Bis Ende Juli beträgt die Produktion nur noch die Hälfte des Maiwertes, danach wird sie noch geringer. Die Produktion der juvenilen Individuen ist im Arenicola-Watt zu vernachlässigen.

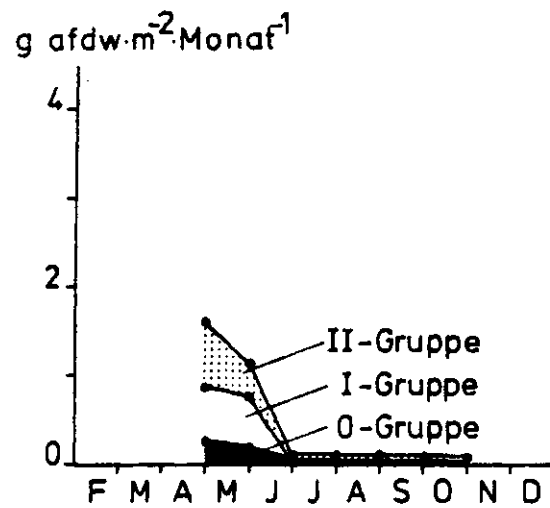
Tab.36 Produktion verschiedener Altersgruppen von *Arenicola marina* ( g afdw m<sup>-2</sup> Monat<sup>-1</sup> ) im Arenicola-Watt im Jahre 1980

Monate :	F	M	A	M	J	J	A	S	O
O - Gruppe	-	-	-	-	-	-0,006	-0,006	-0,006	
I Gruppe	0,40	0,40	1,05	0,78	0,07	0,07	0,07	0,07	
II Gruppe	0,59	0,59	0,39	1,54	0,91	0,91	0,91	0,91	
II <sup>+</sup> Gruppe	1,00	1,30	1,59	0,33	0,65	-	-	-	
Summe		2,28	3,03	2,65	2,15	0,97	0,97	0,97	

Im Seegras-Watt ist die Produktion von *Arenicola marina* sehr viel niedriger als im Arenicola-Watt (Abb.36 b) und (Tab.37). Die Gründe dafür liegen in dem geringen Durchschnittsgewicht der Tiere und in der niedrigen Siedlungsdichte. Auch im Seegras-Watt liegt der Schwerpunkt der Produktion bei den mehrjährigen Tieren, von denen nur die II-Gruppe von März bis Juni vorhanden ist. Von April bis Mai erreicht diese Gruppe die



a



b

Abb.36 Produktion verschiedener Altersgruppen ( 0,I,II,II<sup>+</sup>- Gruppe)  
von Arenicola marina im Königshafen 1980. Arenicola-Watt (a),  
Seegras-Watt (b).

höchste Produktion des Jahres, ähnlich dem Produktionswert der Gruppe im Arenicola-Watt. Von Mai bis Juni wird nur noch ein Drittel dieses Produktionswertes für diese Gruppe festgestellt. Die einjährigen Tiere zeigen von April bis Mai eine Produktion, die sich von Mai bis Juni geringfügig steigert. In der übrigen Zeit bis November liegt die Produktion auf einem sehr niedrigen Niveau.

Im Gegensatz zum Arenicola-Watt ist die Produktion der O-Gruppe im Seegras-Watt deutlich. Von Mai bis Juni beträgt die Produktion dieser juvenilen Tiere die Hälfte der Produktion der älteren Tiere. Ab Juni fällt dieser Wert und bleibt bis Anfang September auf diesem Niveau erhalten. Von Anfang September bis Ende November erniedrigt sich der Produktionswert weiter.

Das Maximum der Gesamtproduktion von Arenicola marina fällt in die Zeit von Mai bis April, wenn noch mehrjährige Tiere in dieser Gemeinschaft vorhanden sind. Im Juni sinkt der Wert auf ungefähr ein Gramm  $m^{-2} \text{Monat}^{-1}$  und von Juni bis September beträgt er nur noch ein Zehntel des Juniwertes.

Von September bis November wird insgesamt nur sehr wenig produziert. In den Sommer- und Herbstmonaten sind im Seegras-Watt vor allem Jungtiere der O-Gruppe an der Produktion beteiligt.

Tab. 37 Produktion ( $g \text{ afdw } m^{-2} \text{Monat}^{-1}$ ) verschiedener Altersgruppen von Arenicola marina im Seegras-Watt im Jahre 1980

Monate :	M	A	M	J	J	A	S	O
O - Gruppe	-	-	0,27	0,07	0,07	0,07	0,04	0,04
I - Gruppe	-	0,53	0,58	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04
II - Gruppe	-	1,07	0,28	-	-	-	-	-
II <sup>+</sup> - Gruppe	-	-	-	-	-	-	-	-
Summe	-	1,60	1,14	0,11	0,11	0,11	0,08	0,08

Die Jahresproduktion von Arenicola marina beträgt im Arenicola-Watt  $15,02 g \text{ afdw } m^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ , das entspricht einem P/B-Wert

von 2,46. Im Seegras-Watt erreicht die Produktion nur 3,203  $\text{g m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ , der P/B-Wert entspricht 1,86.

### 3.4 RESPIRATION

Für die Respirationmessungen werden Tiere von  $10^{-2}$  bis  $10^{+0,3}$  g Individualgewicht verwendet. Die Korrelation zwischen Individualgewicht und Respirationsgröße ist signifikant ( $p \neq 0$ , VB 95 %). Die aus den Meßdaten bestimmten Respirationsgeraden sind für die Temperaturen von  $0^{\circ}\text{C}$ ,  $5^{\circ}\text{C}$ ,  $10^{\circ}\text{C}$ ,  $15^{\circ}\text{C}$  und  $20^{\circ}\text{C}$  in Tab.38 angegeben (Abb.37).

Tab.38 Regressionsgeraden zur größenspezifischen Respiration von *Arenicola marina* bei verschiedenen Temperaturen

Temperatur:	$0^{\circ}$	$y = 0,53x - 1,48$	$r = 0,92$
	$5^{\circ}$	$y = 0,65x - 0,69$	$r = 0,96$
	$10^{\circ}$	$y = 0,67x - 0,67$	$r = 0,96$
	$15^{\circ}$	$y = 0,69x - 0,33$	$r = 0,71$
	$20^{\circ}$	$y = 0,79x - 0,17$	$r = 0,90$

Eine Signifikanz der Unterschiede zwischen jeweils zwei Regressionskoeffizienten ist bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05 nicht gegeben. Mit der allgemein gültigen Steigung für die Regression Körpergröße-Sauerstoffverbrauch von 0.75 sind die ermittelten Regressionskoeffizienten verträglich. Auf eine Rückrechnung wird jedoch verzichtet. Mit der Temperatur ergeben sowohl die Steigungen als auch die Achsenabschnitte eine signifikante Korrelation in der Form

$$\begin{aligned} b &= 0.55 + 0.0112 x & r &= 0.95 & b &= \text{Regressionskoeffizient} \\ a &= 0.27 + 0.029007 x & r &= 0.97 & a &= \text{Achsenabschnitt} \end{aligned}$$

Mit der Hilfe dieser Gleichung wird die Atmung der Gesamtpopulation bestimmt. Im *Arenicola*-Watt schwankt die Respiration im Februar zwischen 0.43 und 1.07. Im Laufe des Sommers steigen diese Werte langsam an. Im Juni liegen die Werte zwischen 11.49 und 3.58  $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ . Im Juli werden 7.53  $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$  gemessen. Im August und September gehen die Werte bis auf 2.42  $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$  zurück. Im Oktober sind die Atmungswerte der Population noch geringer (0.25 - 1.02  $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ ). Im Seegras-Watt steigen die Respirationswerte der *Arenicola*-population

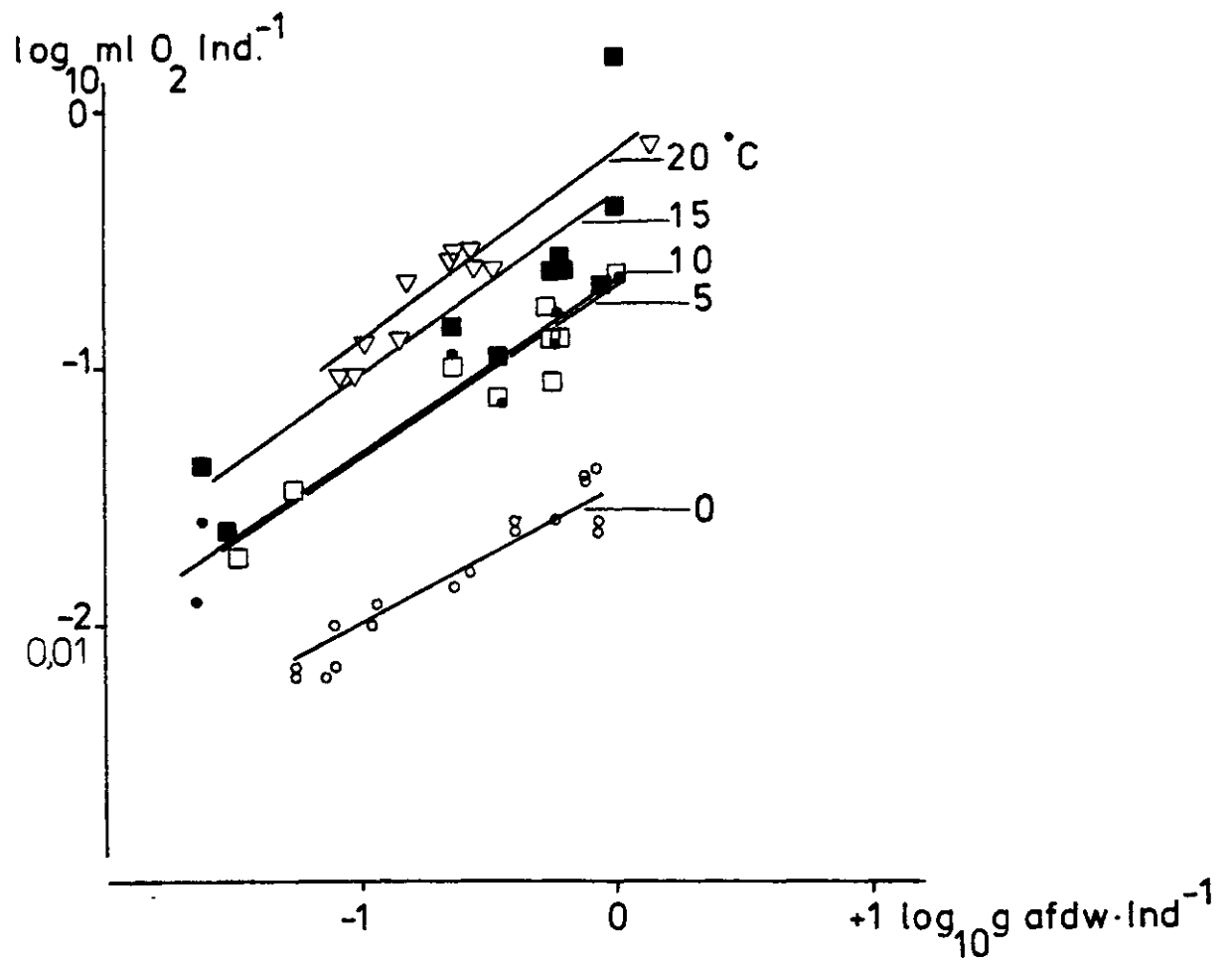


Abb.37 Größenabhängigkeit der Respiration von *Arenicola marina* bei verschiedenen Temperaturen: (○) = 0°C, (◻) = 5°C, (●) = 10°C, (■) = 15°C, (▼) = 20°C.

von Werten zwischen  $0.98 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  und  $2.54 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  im April auf  $9.20 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  im Juni. Die Werte sinken ab Juni gemäß der Biomasseverhältnisse auf  $0.78 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Im November werden zwischen 0.19 und 1.56  $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  gemessen. Im Februar beträgt das R/B-Verhältnis im Arenicola-Watt 0.26. Im Frühjahr steigt es auf einen Wert von 0.96 ( im Mai ). Das R/B-Verhältnis erreicht im Juli seinen höchsten Wert mit 2.76. Dann fällt der Wert und im Oktober beträgt der Wert nur 0.15.

Im Seegrass-Watt steigt das R/B-Verhältnis von 0.50 im April auf das Maximum von 1.32 im Juli, bis zum November hat es sich verringert, es beträgt jetzt 0.55.

#### 4. SCOLOPLOS ARMIGER

##### 4.1 INDIVIDUELLES WACHSTUM

Im Februar sind von Scoloplos armiger im Arenicola-Watt vor allem adulte Tiere mit einem Individualgewicht von ungefähr 0.5 mg anzutreffen( Abb. 38 a). Diese wachsen im Verlauf des folgenden Monat auf fast das Vierfache heran. Im April erreichen adulte Tiere das Doppelte an Gewicht. Wahrscheinlich hängt das extreme Wachstum in dieser Zeit mit der Entwicklung der Geschlechtsprodukte zusammen, die Ende April abgegeben werden. Das Laichen erfolgt im Arenicola-Watt bereits vor der Messung im April. In den darauf folgenden Monaten wächst Scoloplos armiger nur noch geringfügig und verliert im Sommer stark an Gewicht. Juvenile Tiere erscheinen im Juni und wachsen während des Sommers nur sehr langsam. Im Spätsommer und Herbst ist das Wachstum stärker.

Im Seegrass-Watt wachsen die adulten Tiere von Individualgewichten von 0.00275 g im März auf 0.00341 g heran (Abb. 38 b). Im Mai und Juni sinkt das Individualgewicht bis auf 0.0031 g , um von Juli bis September wieder anzusteigen. Im Oktober beträgt das Durchschnittsgewicht der Individuen nur noch 0.00378 g, im November sinkt es unwesentlich.



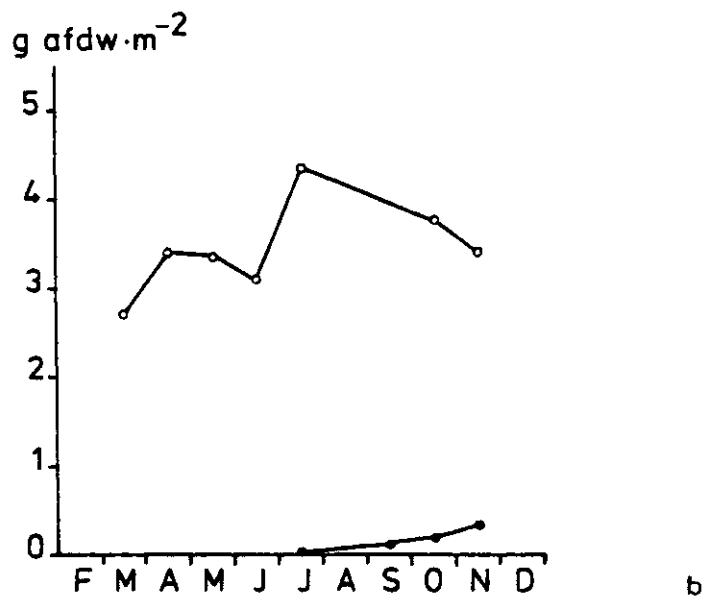
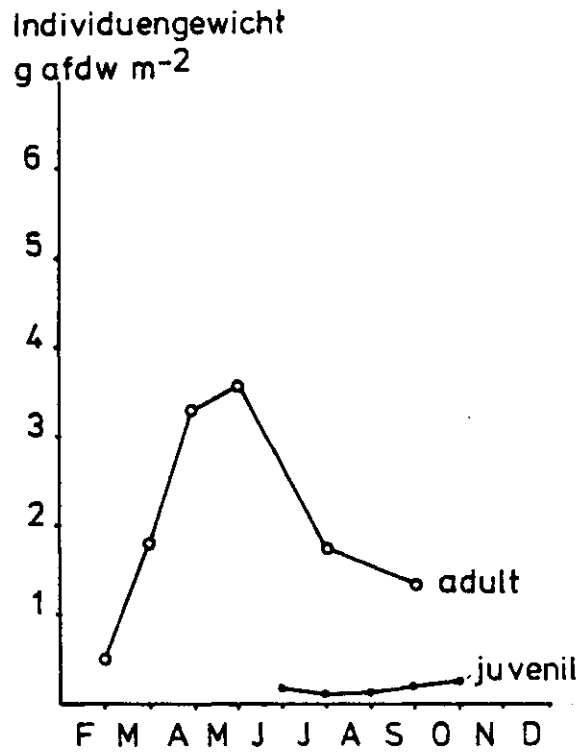


Abb.38 Veränderungen des Individualgewichtes adulter und juveniler Tiere von Scoloplos armiger im Königshafen 1980. Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b).

Juvenile S. armiger treten im Juli auf mit Durchschnittsgewichten von 0.000025 g. Das mittlere Individualgewicht steigt rasch an auf 0.00012 g im September und hat sich bis zum November verdreifacht.

#### 4.2 POPULATIONSWACHSTUM

Im Arenicola-Watt werden in den Frühjahrsmonaten von März bis April höhere Individuenzahlen unter den adulten Tieren gefunden als in der übrigen Zeit des Jahres (Abb. 39 a). Im März und April liegen die Abundanzen der adulten Tiere zwischen 120 und 160 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. Im Mai ist der Wert stark gesunken. Er schwankt in der übrigen Zeit des Jahres zwischen 13 und 74 Ind. m<sup>-2</sup>.

Juvenile S. armiger werden im Arenicola-Watt ab Ende Juni gefunden. Ihre Abundanz steigt von Ende Juni mit 104 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> auf 827 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> im September an. Der Wert für den Oktober liegt etwas darunter ( 705 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>).

Im Seegras-Watt sind die Würmer stärker fleckenhaft verteilt als im Arenicola-Watt, so daß ein zeitlicher Trend nur schwer erkennbar ist ( Abb. 39 b). Die adulten Tiere zeigen jedoch im März den höchsten Abundanzwert von 269 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. In der übrigen Zeit zeigen die Werte große Schwankungen zwischen 16 und 232 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>.

Im November werden 12 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> gefunden.

Juvenile S. armiger treten im Seegras-Watt Anfang Juli zuerst auf. Zu dieser Zeit zeigen sie das Maximum ihrer Individuendichte mit 373 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. Bis zum September sind nur noch 93 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup> vorhanden. Doch bis im Spätsommer und Herbst vergrößert sich die Dichte wieder und erreicht im November einen Wert von 906 Ind. $\cdot$ m<sup>-2</sup>.

#### 4.3 PRODUKTION

Im Arenicola-Watt zeigt die Produktion von Scoloplos armiger die größten Werte im Herbst zwischen September und Oktober und im Frühjahr zwischen März und April ( Abb. 40 a ). Bis Juni bleibt die Produktion positiv, in den Sommermonaten

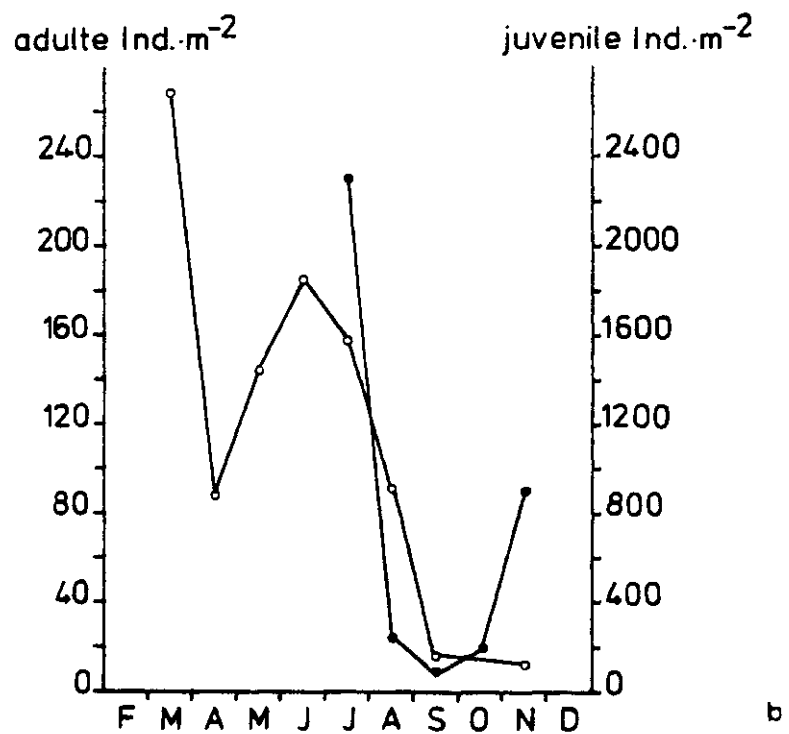
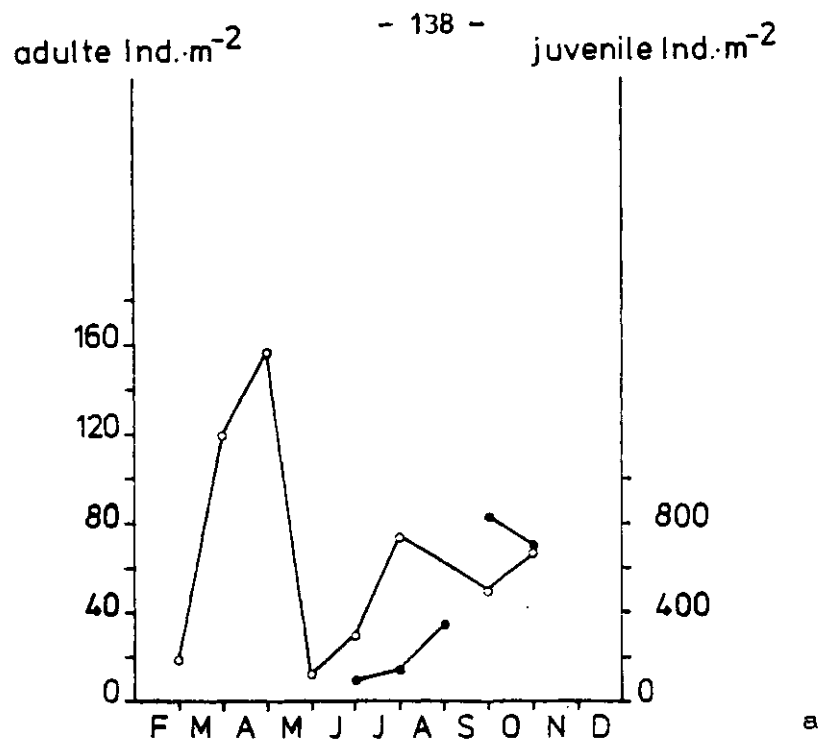


Abb.39 Veränderungen der Individuendichte von Scoloplos armiger im Königshafen 1980. Adulte Tiere: (○), juvenile Tiere (●). Arenicola-Watt (a), Seegras-Watt (b).

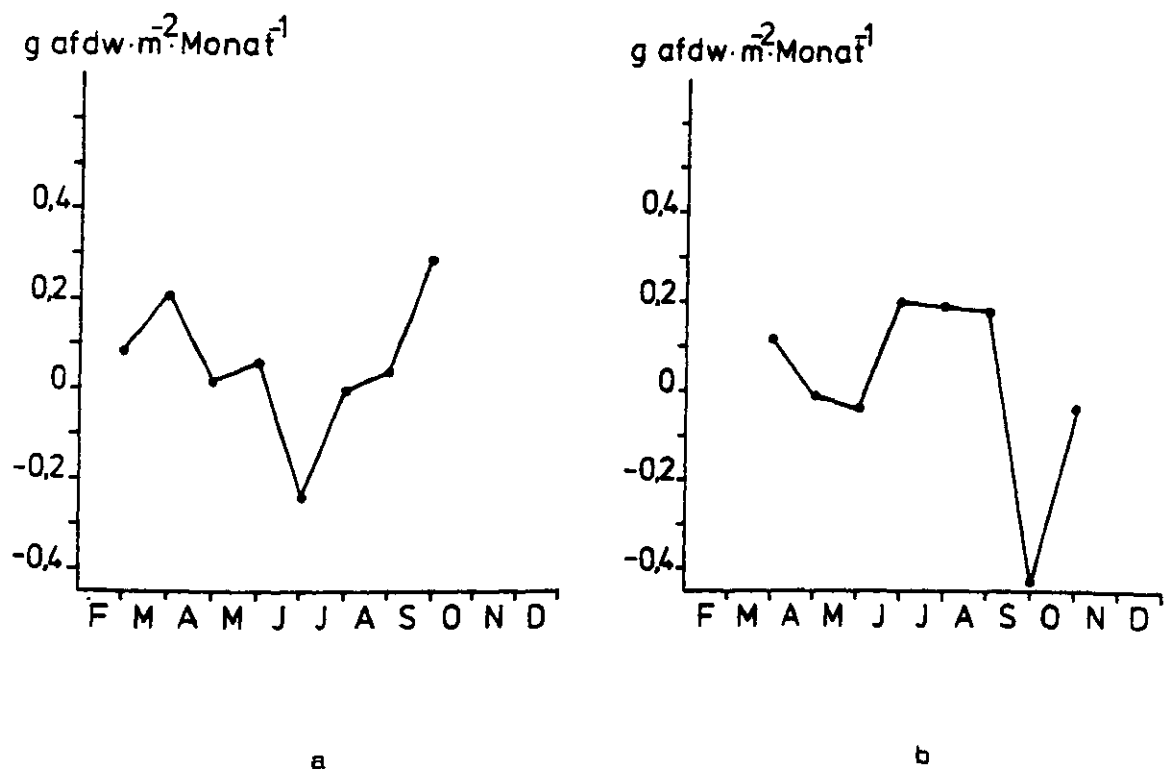


Abb.40 Produktion von *Scoloplos armiger* im Königshafen 1980, im Arenicola-Watt (a) und im Seegras-Watt (b).

Juli, August und September sinkt sie dagegen beachtlich. Die Produktion der juvenilen Tiere ist im Spätsommer ( August bis September ) am größten.

Im Seegras-Watt erreicht S. armiger die größten Werte der Produktion zwischen März und April und positive zwischen Juli und September ( Abb. 40 b ).

Juvenile S. armiger zeigen während der gesamten Wachstumsphase positive Werte. Der höchste Wert wird von Oktober bis November mit  $0.08 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Monat}^{-1}$  erreicht. Die Jahresproduktion von Scoloplos armiger im Arenicola-Watt beträgt  $0.53 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Jahr}^{-1}$ . Das entspricht einem P/B-Verhältnis von 1.52.

Im Seegras-Watt wird eine sehr viel geringere Produktion von nur  $0.08 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  gemessen. Das P/B-Verhältnis beträgt daher 0.25.

#### 4.4. RESPIRATION

Von Scoloplos armiger werden Exemplare in Größen zwischen  $10^{-2}$  und  $10^{-3}$  g afdw für die Respirationmessung verwendet. Körpergröße und Respiration weisen eine signifikante Korrelation im logarithmischen Maßstab auf. Die Messungen werden bei  $0^{\circ}\text{C}$ ,  $2.5^{\circ}\text{C}$  und  $12.5^{\circ}\text{C}$  durchgeführt. Die Korrelation der gemessenen Größen sind in Tab. 39 dargestellt.

Tab. 39 Regressionsgeraden zur größenspezifischen Respiration von Scoloplos armiger bei verschiedenen Temperaturen

---

$0^{\circ}\text{C}$	$= 0,72x - 1,36$	$r = 0,89$
$2,5^{\circ}\text{C}$	$= 0,75x - 1,31$	$r = 0,87$
$12,5^{\circ}\text{C}$	$= 0,71x - 0,64$	$r = 0,90$

Da sich signifikante Unterschiede in den Korrelationskoeffizienten nicht ergeben, diese jedoch mit der Temperatur keine eindeutig steigende Tendenz ergeben, wird für alle Temperaturen eine Steigung von 0.73 verwendet. Dies entspricht dem Achsenabschnitt der nach Korrelation mit der Temperatur erhaltenden Parallelen zur x-Achse. Der Achsenabschnitt der Regressionsgeraden für die Beziehung Größe-Respiration ergibt eine positive Korrelation.

## DISKUSSION

### I. TROPHISCHE STRUKTUR

In marinen Lebensräumen stellen benthische Invertebraten das direkte Verbindungsglied zwischen Primärproduzenten und räuberischen Organismen dar. Im Unterschied zu terrestrischen Gemeinschaften, in denen die Primärproduktion im wesentlichen durch relativ große Gefäßpflanzen bestimmt wird, sind die meisten Primärproduzenten im Meer mikroskopisch klein. Sie können von zahlreichen marinen Invertebraten direkt als Nahrung aufgenommen werden.

Hierin besteht ein wesentlicher Unterschied zu wirbellosen Arten terrestrischer Gemeinschaften, von denen die Primärproduktion oft erst nach mikrobiellem Abbau genutzt werden kann ( Beispiel: Laubproduktion im Wald ). Doch auch in marinen Gemeinschaften bestehen Nahrungsketten, die von toter abbaubarer Substanz ihren Ursprung nehmen ( Detritusnahrungsketten ).

Besonders in Gebieten mit hoher Sedimentation von Detritus ( z.B. Ästuar ) sind diese wichtig. Gerade Gezeitengebiete werden häufig als Sediment- bzw. Detritusfallen angesehen, in denen der hohe Detrituseintrag ebenfalls eine reiche mikrobielle Aktivität zur Folge hat, die ebenfalls wiederum von Bedeutung für die Produktion der Makrofauna ist.

Welche Bedeutung haben die von den Primärproduzenten ausgehende Nahrungskette ( " grazing"-Nahrungskette) und die Detritusnahrungskette für den Energiefluß der untersuchten Gemeinschaften? Zur Beantwortung dieser Frage ist zunächst das Nahrungsangebot entscheidend.

Unter den Primärproduzenten dominieren benthische Diatomeen während des ganzen Jahres ( R.ASMUS , 1982 und pers.Mittlg.) (Tab.40). Die Bedeutung des Phytoplanktons ist wegen der geringen Wassertiefe und der kurzen Bedeckungszeit geringer.

Tab. 40 Biomasse der Nahrungsorganismen ( $\text{g C m}^{-2}$ , jährliches Mittel) der Makrofauna im Oberflächensediment von 3 Wattgemeinschaften des Königshafens.

	Mikrophytobenthos	Phytoplankton	Bakterien
Arenicola-Watt	0,13	0,006	0,04
Seegras-Watt	0,12	0,002	0,04
Nereis-Corophium-Z.	0,27	0,001	0,05

Die Zahl und Biomasse der Bakterien kann die Biomasse der Primärproduzenten zwar übertreffen und bei Betrachtung des gesamten Sedimentkernes Biomasse pro Flächeneinheit erreichen, die in der Größenordnung von Biomassewerten für Makrofauna liegen (DALE, 1974). Da die Makrofauna in der Regel nur in der dünnen Oberflächenschicht der Sedimente Nahrung sucht, wird von ihr jedoch nur ein kleiner Teil dieser Bakterienbiomasse genutzt (Tab.41).

Tab.41 Verhältnis der Diatomeen zur Bakterienbiomasse im Oberflächensediment von 3 Wattgemeinschaften des Königshafens.

	Diatomeen		Bakterien
Arenicola-Watt	72 %	:	28 % (oberste 3mm Sediment)
Seegras-Watt	74 %	:	26 % "
Nereis-Corophium-Zone	85 %	:	15 % "

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß in der Oberflächenschicht der Sedimente ein reiches Angebot an Diatomeen besteht. Wichtig für die Nahrungsaufnahme durch die Makrofauna ist jedoch nicht allein das Nahrungsangebot, sondern auch die Ausnutzung der Nahrungsquellen durch die Makrofauna.

Eine Schlüsselrolle fällt dabei Hydrobia ulvae, der dominierenden Art in allen drei Assoziationen zu. An Hydrobia-Arten sind

zahlreiche Untersuchungen zur Ausnutzung von Bakterien und Diatomeen für die Ernährung unter Laborbedingungen durchgeführt worden (FENCHEL, 1972., 1974; KOFOED, 1975).

FENCHEL (1974) beschreibt Wechselbeziehungen zwischen der Größe der Schnecken und dem Größenspektrum der aufgenommenen benthischen Diatomeen. Größere Diatomeen werden einzeln aufgenommen, kleinere mit den Partikeln, auf denen sie haften. Sedimentpartikel können so bis zu einer Größe von 300  $\mu$  aufgenommen werden.

KOFOED (1975) zeigte, daß Hydrobia ventrosa Bakterien mit einer Effektivität von ungefähr 75 % assimiliert und Diatomeen mit einem Wirkungsgrad von 60-71 % nutzt. Ähnliche Analysen sind auch von einigen anderen Benthosarten bekannt. Danach kann Macoma balthica sogar 95-99 % der Bakterien eines Sediments entfernen, wenn diese den Verdauungstrakt passiert. Diatomeen werden nur zu 50-75 %, Protozoen vollständig verdaut (FENCHEL, 1972). Ähnliche Verhältnisse wurden bei Corophium volutator beobachtet. Dieser Amphipode nahm während des Verdauens von Detritusmaterial 98% der Bakterien, 80 % der Diatomeen auf, während Blaualgen nicht gefressen wurden.

Die gegenüber Bakterien etwas niedriger liegenden Prozentsätze für Diatomeen scheinen zunächst auf geringere Nutzung dieser Gruppe hinzudeuten, bedenkt man jedoch, daß diese Organismen einen hohen Anteil an unverdaubaren Hartteilen besitzen und außerdem in den Sedimenten ein gegenüber den Bakterien sehr viel breiteres Größenspektrum besitzen, das nur zum Teil ausgenutzt wird, dann ist die Nutzung dieser Organismen als sehr hoch anzusehen.

Bei Hydrobia ulvae konnte in Laboratoriumsexperimenten nachgewiesen werden, daß diatomeenreiche Sedimente bevorzugt vor bakterienhaltigen Sedimenten als Nahrung aufgenommen wurden und ein besseres Wachstum zur Folge hatten (JENSEN v. SIEGISMUND, 1980). Offenbar scheinen Hydrobiden Diatomeen als Nahrung den Bakterien vorzuziehen, wenn sie beides als Nahrung vorfinden.



In flachen Meeresgebieten ist oft beides im Nahrungsangebot vorhanden. Die Zusammensetzung der Nahrung zahlreicher freilebender, mariner Wirbelloser besteht daher auch in Lebensräumen mit hohem Bakterienvorkommen vorwiegend aus Diatomeen. In den schlickreichen Salzmarschen der amerikanischen Ostküste besteht die Nahrung der Schlammschnecke Ilyanassa obsoleta zu 75 % aus Algen und zu 25 % aus Bakterien und Decomposer-Mikroben (WETZEL 1975, 1976). Winkerkrabben der Gattung Uca (SHANHOLTZER 1973), die Grasgarnelen Palaemonetes pugio und die Meeräsche Mugil cephalus sind weitere Beispiele für die überwiegende Nutzung von benthischen Algen (WELSH 1975; ODUM 1968).

Die dominante Rolle von Hydrobia ulvae in den untersuchten Gemeinschaften hat zur Folge, daß im Untersuchungsjahr das Bild der drei Gemeinschaften durch Weidegänger-Substratfresser von geringer Größe geprägt wird. Hierin liegt ein Unterschied zu holländischen Untersuchungen, in denen Filtrierer von größerem Körpergewicht das Bild der Wattenmeergemeinschaft bestimmen (BEUKEMA, 1981).

Da durch Hydrobia ulvae primär benthische Diatomeen genutzt werden, liegt in den drei untersuchten Gemeinschaften im wesentlichen eine grazing-Nahrungskette vor, die sich auf die in der Gemeinschaft selbst erzeugten Primärproduktion gründet. Darin liegt aber der Hauptunterschied etwa zu den Befunden aus dem holländischen Wattenmeer, nach denen die dominanten Filtrierer in hohem Maße von der allochthonen, pelagischen Primärproduktion und dem starken Detrituseintrag abhängen.

In den Benthosgemeinschaften ist bisher nur wenig über die Bedeutung einer vom Phytobenthos ausgehenden grazing-Nahrungskette belegt. Meist konzentrieren sich die Beobachtungen stark auf die Bedeutung der pelagischen grazing-Nahrungskette, die teilweise direkt oder indirekt als Detritus für die Bodenfauna nutzbar ist (RILEY, 1956). STEELE (1976) führt für das Zoobenthos der Sublitoralgebiete der Nordsee als wichtigste Nahrungsquelle die

Kotballen des Zooplanktons an. Tatsächlich ist die Menge an organischer Substanz, die als Detritus den Meeresboden erreicht, besonders in Flachmeeren sehr hoch (STEELE v BAIRD 1972; ZEITZSCHEL, 1965; STEPHENS et al 1967; WEBSTER et al 1975). Im Zusammenhang damit wird die Rolle der benthischen Fauna als Glied einer Detritusnahrungskette besonders stark betont.

Im Eulitoral ist der Eingang organischer Substanz aus dem Pelagial auf die Zeiten der Überflutung begrenzt. Der eingeschwemmte Detritus aus der offenen Nordsee wird im holländischen Wattenmeergebiet als wichtige Nahrungsquelle angesehen. Er beträgt nach DE JONGE und POSTMA (1974) jährlich etwa  $250 \text{ g C m}^{-2}$ , stammt aus der durch nährstoffreiche Zuflüsse aus dem Rheingebiet eutrophierten Nordsee und besteht aus Resten der erhöhten Produktion des Planktons.

Über den Eintrag an organischer Substanz in das Untersuchungsgebiet des Königshafens ist wenig bekannt, doch sind die Planktonwerte meist gering, vor allem wegen der geringen Verweildauer des Wasserkörpers auf den Wattflächen und der im Vergleich zu anderen Wattgebieten geringen Höhe der Wassersäule aufgrund des geringen Tidenhubes. Die Hauptmenge des Detritus besteht aus " faecal pellets " von Hydrobia ulvae, wird also im System selbst erzeugt.

Faecal pellets von Hydrobia ulvae stellen ein günstiges Nährsubstrat für Bakterien und Detrituszehrer dar (NEWELL, 1965). Nutzbar ist für die Makrofauna im wesentlichen nur die Biomasse der Mikroben, während der große Detritusanteil kaum verwertet werden kann. KOFOED (1975) zeigte, daß die Assimilation von pflanzlichem Detritus durch Hydrobia ventrosa ausschließlich von der Bakterienkomponente abhängt.

Auch in Gezeitengebieten mit autochthoner Primärproduktion wurden die trophischen Beziehungen der benthischen Konsumenten bisher in Form einer Detritusnahrungskette charakterisiert. HEALD (1969) und HEALD v ODUM (1970) zeigten, daß in einem flachen Ästuar an der Küste Südfloridas der Hauptteil der Nahrungskette

den durch tote Mangrovenblätter erzeugten Detritus als Grundlage hat. Die Blattpartikel werden nacheinander von verschiedenen Organismen verdaut und durch wiederholte Koprophagie werden immer wieder entstehende Mikrobenpopulationen als Nahrungsquelle genutzt. Der größte Anteil der Nahrungsenergie wird dabei als Detritus durch eine gemischte trophische Stufe (herbivior und detritivor) aufgenommen.

Ein ähnlich starkes Gewicht bekommt die Detritusnahrungskette in den westatlantischen Spartinamarschen, wo die reiche Produktion von Großpflanzen, wie Spartina alterniflora und Juncus roemerianus die wichtigste Nahrungsgrundlage für die Organismengesellschaft darstellt (MONTAGUE, 1981).

Im Gegensatz dazu ist in den heimischen Wattgebieten die Detritusproduktion durch Großpflanzen nur gering. Am ehesten wäre sie in den Seegraswiesen gegeben, die aber flächenmäßig nur kleine Areale des Königshafens umfassen. So waren zum Zeitpunkt der Untersuchung nur 8 % des Königshafens mit Seegraswiesen bestanden. Außerdem wird ein Großteil der im Sommer produzierten Blattmasse von Ringelgänsen gefressen, während die toten Blätter meist aus dem System entfernt werden und sich im Spülsaum auf den Salzwiesen ablagern. Für die Makrofauna wird daher der Makrophytendetritus von untergeordneter Bedeutung sein.

Der größte Teil der Arten im untersuchten Biotop gehört einer gemischten trophischen Stufe an, wie sie ODUM für die Mangrovegebiete Floridas beschreibt. Da jedoch das Schwergewicht des Nahrungsangebots auf dem Vorkommen einer reichen Biomasse benthischer Algen liegt, hat in den drei untersuchten Gemeinschaften die grazing-Nahrungskette eine größere Bedeutung als die Detritusnahrungskette.

Ein weiterer Unterschied zu der von ODUM untersuchten Gemeinschaft

besteht darin, daß das Ausgangsmaterial direkt an der Stelle des Wegfraßes erzeugt wird und nicht wie das Blattmaterial der Mangroven im Luftraum über der Gemeinschaft, also in einem anderen Subsystem entsteht. Die Gemeinschaften lassen sich daher gut mit einer Dauerweide vergleichen, auf der die Biomasse der Produzenten kleiner gehalten wird als die der Konsumenten (inverse Biomasserelation der trophischen Stufen ).

Der grundsätzliche Unterschied zu anderen Benthosuntersuchungen liegt im Überwiegen einer grazing-Nahrungskette, die sich auf die benthische Primärproduktion gründet, die in der Gemeinschaft selbst erzeugt und nicht von außen eingetragen wird. Die Ursache für die Dominanz dieser Nahrungskette liegt im Nahrungsangebot des Untersuchungsgebietes, einer euphotischen Flachwasserzone mit hoher Diatomeendichte.

Der Unterschied zu Befunden aus anderen Wattenmeergebieten betrifft die Siedlungsstruktur der Makrofauna mit einer deutlichen Dominanz von Hydrobia ulvae und damit verbunden einem Überwiegen von Weidegängern/Substratfressern und geringer Körpergröße. Die Gründe für diese Unterschiede hängen unter anderem auch mit der Erfassungsmethode der Bodenfauna zusammen, da Hydrobia ulvae als wichtiger Repräsentant der beschriebenen Nahrungskette bei dem häufig angewandten Sieben der Fauna durch ein Sieb von 1 mm Maschenweite weitgehend verloren geht und daher leicht teilweise übersehen wird.

## II. VERGLEICH DER DREI GEMEINSCHAFTEN

### 1. PRODUKTION

Unter den marinen benthischen Tiergemeinschaften gelten die Gezeitengebiete als besonders produktiv. Die Ursache dafür könnte in der engen räumlichen Verzahnung des Vorkommens von Primärproduzenten und Konsumenten liegen, die eine besonders gute Ausnutzung der pflanzlichen Nahrungsquellen durch herbivore Konsumenten gestattet. Außerdem stellt der großflächige Wasseraustausch durch die Gezeiten, der schädliche

Ausscheidungsprodukte der Konsumenten entfernt, eine weitere günstige Voraussetzung für eine hohe Produktion der Makrofauna dar.

Über die wirkliche Größe der Sekundärproduktion der Makrofaunagemeinschaften von Wattgebieten liegen bisher keine genauen Messungen vor. Den ersten Eindruck über ihre Höhe lieferten Schätzungen nach der BOYSEN-JENSEN-Methode aufgrund von Beobachtungen der saisonalen Schwankungen der Gesamtbiomasse der Makrofauna (BEUKEMA, 1974 u. 1981). Da Produktionsuntersuchungen sich häufig nur auf die Populationen einzelner Arten konzentrieren, stehen für die Berechnung der Gesamtproduktion einzelner Gemeinschaften oft nur Daten zur Verfügung, die zu verschiedenen Zeiten ermittelt wurden.

Die neu ermittelte Jahresproduktion der Makrofauna ist im Arenicola-Watt mit etwa  $50 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$  am höchsten. In der Zostera-Wiese wird ein ähnlicher Wert von  $48 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$  erreicht. Nur rund ein Drittel der Produktion dieser beiden Gebiete wird in der Nereis-Corophium-Zone erzielt ( $17 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$ ). Vergleiche mit anderen Gemeinschaften im Nordseegebiet zeigen für Gezeitengebiete und Ästuar Produktionswerte in ähnlicher Größenordnung von  $13,3 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$  (WARWICK v PRICE, 1979) bis zu  $120 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$  im Grevelingen Ästuar (WOLFF v DE WOLF, 1977).

Die bisherigen Schätzungen der Sekundärproduktion im holländischen Wattenmeer betragen  $25 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$ , gehen dabei aber von Biomassedaten aus, die sich auf 1 mm Siebfänge beziehen (BEUKEMA, 1981).

Die Produktion der Organismen, die nicht von einem 1 mm Sieb zurückgehalten werden, wird dabei von BEUKEMA (1981) als gering eingeschätzt ( $\text{bis } 10 \text{ g m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$ ) während KUIPERS (1981) in diesem Teil des Zoobenthos, der sich aus Mikro- und Meiofauna zusammensetzt, eine hohe Produktion vermutet.

Vergleiche der Produktion zwischen verschiedenen Gemeinschaften erfordern zunächst die Kenntnis der Biomasseverhältnisse der

Gemeinschaften, da die Produktion von der Biomasse abhängig ist. Unter Berücksichtigung der mittleren Biomasse ergibt sich in den untersuchten Gemeinschaften pro Jahr ein P/B-Verhältnis von 1.83 im Arenicola-Watt, 1.60 im Zostera-Watt und 1.02 in der Nereis-Corophium-Zone. Über das P/B-Verhältnis innerhalb von Gemeinschaften gibt es nur wenig vergleichbare Daten, da P/B-Verhältnisse meist nur für Populationen einzelner Arten aufgestellt wurden.

Wattenmeergemeinschaften gehören nach ihrem Artbestand zur sogenannten Macoma balthica - Gemeinschaft (PETERSEN, 1918). Die meisten Arten dieser Gemeinschaft zeichnen sich durch eine relativ hohe Lebenserwartung aus. ( Für Cerastoderma edule L. beträgt die mittlere Lebenserwartung 4-6 Jahre. Macoma balthica erreicht im Mittel 3 Jahre und Hydrobia ulvae hat normalerweise eine Lebensdauer von mindestens 2 Jahre). Die Turnoverrate dieser Gemeinschaft wird daher als gering angesehen (RAYMONT, 1963). P/B-Werte zeigen aber eine enge Beziehung zur Turnoverrate. Auch BEUKEMA (1981) berechnet für die Makrofauna der niederländischen Wattgebieten ein P/B-Verhältnis von ungefähr 1, berücksichtigt dabei jedoch nur die größere Makrofauna.

Die Unterschiede in der Höhe der Jahresproduktion zwischen den drei Assoziationen sind möglicherweise durch die Bedeckungszeit bedingt. Vor allem in der Nereis-Corophium-Zone liegt die Bedeckungszeit mit 4 Stunden am Tag extrem niedrig und ermöglicht der Makrofauna nur eine geringe Zeit zum Fressen, so daß das Nahrungsangebot stärker geschont wird als in den anderen beiden Zonen.

Die Makrofaunaproduktion ist in allen drei Gemeinschaften besonders im Frühjahr erhöht und im Sommer und Herbst sehr niedrig. Produktionsmessungen einzelner Arten haben gezeigt, daß eine Gewichtszunahme zahlreicher Formen des Gezeitenbereichs ( z.B. Macoma balthica und Arenicola marina ) auf einen engen Zeitraum von wenigen Monaten begrenzt ist (BEUKEMA, 1977; LAMMENS, 1967).

In dieser Arbeit konnte auch gezeigt werden, daß Hydrobia ulvae in der wärmeren Jahreszeit das Maximum der assimilierten Energie durch den erhöhten Stoffwechselumsatz in dieser Jahreszeit wieder verloren geht, während das Nahrungsangebot für diese Art durch die steigende Aktivität der Tiere mit zunehmender Temperatur gleichzeitig verringert wird.

Bei einer so engen Wechselbeziehung zwischen benthischer Makrofauna und den Primärproduzenten stellt sich die Frage, ob im Verlauf eines Jahres die Höhe der Primärproduktion ausreicht, um die Makrofaunagemeinschaft zu erhalten.

In der Regel ist in den drei untersuchten Gemeinschaften die Primärproduktion höher als die Makrofaunaproduktion.

68 % der Sekundärproduktion entfallen im Arenicola-Watt auf die grazing-Nahrungskette. Im Seegras-Watt ist dieser Anteil am höchsten ( 83 %) und in der Nereis-Corophium-Zone beträgt er 76 %. Im Anteil der Nutzung spiegelt sich die absolute Höhe der Primärproduktion wieder.

Die Werte zur Nettoprimärproduktion nach R.ASMUS ( pers.Mittlg.) sind in der folgenden Tabelle den Daten zur Sekundärproduktion der Makrofauna gegenübergestellt:

Tab.42 Nettoprimärproduktion, Sekundärproduktion und Wirkungsgrad der Produktion in 3 Wattgemeinschaften des Königshafens

	<u>Arenicola-Watt</u>	<u>Seegras-Watt</u>	<u>Nereis-Corophium-Zone</u>
<u>Nettoprimärproduktion</u> <u>(g C m<sup>-2</sup> J<sup>-1</sup>)</u>			
Bodendiatomeen	100	67	120
Epiphyten	-	131	-
Summe	100	198	120
<u>Sekundärproduktion</u> <u>(g C m<sup>-2</sup> J<sup>-1</sup>)</u>			
durch Nutzung der Bodendiatomeen	20,55	13,10	7,74
Effizienz%	20,55	19,67	6,45
durch Nutzung der Epiphyten	-	9,75	-
Effizienz %	-	7,44	-
Gesamtsekundärproduktion	29,54	28,32	10,28
Effizienz %	29,41	14,33	8,45

Im Arenicola-Watt und im Seegras-Watt ist die Nutzung der Primärproduktion der Bodendiatomeen mit einem Wirkungsgrad von etwa 20 % stärker als in der Nereis-Corophium-Zone mit nur 7 %. Durch die Primärproduktion der Epiphyten steht im Seegras-Watt während der Sommermonate noch eine zusätzliche Nahrungsquelle zur Verfügung, die nur mit einem Wirkungsgrad von 7 % genutzt wird, da zu dieser Zeit die Biomasse der Konsumenten zunächst noch gering ist, sich dann aber durch Zuwanderung erhöht. Auch die Produktion der Konsumenten ist im Sommer geringer als zu Beginn des Jahres. Die Epiphytenproduktion deckt daher weniger die Sekundärproduktion als vielmehr den in den Sommermonaten erhöhten Energieverlust der Gemeinschaft.

Die Wirkungsgrade der gesamten Primärproduktion (ohne Makrophyten) zur gesamten Sekundärproduktion von 29 %, 14 % und 9 % zeigen, daß in allen drei Gemeinschaften die Primärproduktion hoch genug ist, um die Ernährung der Makrofaunagemeinschaft zu gewährleisten. Eine Steigerung des Wirkungsgrades der Produktion ist wohl nicht möglich, da besonders in den Sommermonaten das vorhandene Nahrungsangebot im großen Umfang für die Respiration der Makrofaunagemeinschaft verbraucht wird.

Im niederländischen Wattenmeer werden durchschnittlich  $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  durch Primärproduzenten erzeugt (CADEE und HEGEMANN, 1974). Die Sekundärproduktion an größerer benthischer Makrofauna wird mit  $30 \text{ g afdw}$ , also rd  $18 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  angegeben (BEUKEMA, 1981), so daß danach rund 18 % der Primärproduktion direkt für die Sekundärproduktion der größeren Formen verwendet würde. Würde man in dieser Untersuchung die Produktion von Hydrobia ulvae unberücksichtigt lassen, würde die Sekundärproduktion im Arenicola-Watt, das am besten mit den holländischen Wattgebieten vergleichbar ist,  $17 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  betragen und damit etwa der gleiche Wirkungsgrad der Produktion vorliegen wie im niederländischen Wattgebiet.

KUIPERS et al (1981) weisen darauf hin, daß das Nahrungsangebot, bestehend aus  $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  Primärproduktion und  $250 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$



Detrituseingang (DE JONGE v POSTMA, 1974), durch eine Makrofaunaproduktion  $18 \text{ g C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  nur in relativ geringem Umfang genutzt wird. Als Verbindungsglied zwischen Primärproduzenten und Konsumenten soll daher das sogenannte "small food web", zu dem auch Hydrobia ulvae zählt, diese Lücke schließen.

Die Produktion des "small food web" soll Werte in vergleichbarer, wenn nicht sogar größerer Höhe als die Makrofauna erreichen.

## 2. SAUERSTOFFVERBRAUCH UND GEMEINSCHAFTSSTOFFWECHSEL

Die ersten Untersuchungen über den Sauerstoffverbrauch von Bodengemeinschaften in Wattenmeergebieten gehen bereits auf THAMDRUP (1935) zurück. Eine Zusammenstellung der bis jetzt angewendeten Methoden und eine kritische Diskussion der Messungen des Sauerstoffverbrauches im Feld ist bei ZEITZSCHEL und DAVIES (1978) und PAMATMAT (1977) erfolgt. Trotz der schon über viele Jahre dauernden Forschung über Sauerstoffverbrauch in verschiedenen Gemeinschaften, hat das Prinzip der Methode noch nicht an Aktualität verloren und konnte auch noch nicht durch andere Methoden, wie die Anwendung von  $\text{CO}_2$ -Messungen oder verschiedenen chemischen Methoden, wie ATP-Messungen etc. ersetzt werden. Der große Vorteil von Messungen des Sauerstoffverbrauchs liegt in der Erfassung ganzer Systeme und Subsysteme. Dennoch gehen die Meinungen über die endgültige Aussage von Sauerstoffverbrauchsmessungen auseinander.

So wird der Gemeinschaftsstoffwechsel durch die Messungen der Sauerstoffaufnahme einer Gemeinschaft unterbewertet, wenn in der untersuchten Gemeinschaft anaerobe Prozesse ablaufen (PAMATMAT 1977). Dies ist praktisch in allen benthischen Gemeinschaften der Fall, in denen Sedimentkerne oxische und anoxische Bereiche aufweisen. Interpretationsschwierigkeiten treten außerdem auf, da die gleichen Sedimente in ungestörtem und gestörtem Zustand stark voneinander abweichende Aktivitäten aufweisen (CAREY, 1967).

Der jährliche Gesamtsauerstoffverbrauch der Sedimentoberfläche in einer Gemeinschaft kann jedoch als guter Wert für den Teil des jährlichen Bedarfs an organischem Material im Boden, der

während eines Jahres veratmet wird, angesehen werden (PAMATMAT, 1975; HARGRAVE, 1972). In wie weit Rückschlüsse auf den benthischen Gemeinschaftsstoffwechsel im Hinblick auf Energiefluß durch das gesamte Ökosystem möglich sind, hängt daher in großem Maße von dem Gleichgewicht zwischen Erosion und Sedimentation am Untersuchungsstandort ab (PAMATMAT, 1975). In geschützten, flachen Gewässern und Buchten, wie dem Königshafen, dürfte die Erosion und die damit verbundene Reaktivierung von bereits abgelagertem Material nicht die Regel sein. Doch kann auch hier organisches Material durch Sedimentumlagerung bei starken Stürmen in großem Umfang remobilisiert werden. Die angewandte Meßmethodik ist an solchen Tagen jedoch ohnehin nicht einsetzbar. Messungen, die an windstillen Tagen gewonnen werden, dürfen durchaus realistische Werte zum Energiefluß und aeroben Gemeinschaftsstoffwechsel liefern. So beträgt der jährliche Bedarf an Sauerstoff im Arenicola-Watt unter Berücksichtigung der Bedeckungszeit :  $180 \text{ l O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ , im Seegras-Watt :  $540 \text{ l O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ , im Nereis-Corophium-Watt :  $1301 \text{ l O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ .

Von diesem Umsatz wird der größte Teil von der Makrofauna eingenommen. Im Arenicola-Watt entfallen im Mittel etwa 84 % der gemessenen Gemeinschaftsatmung auf die Makrofaunarespiration. In der Nereis-Corophium-Zone schwanken die Anteile sehr stark zwischen 9 und 68 % und im Seegras-Watt wird im Mittel nur ein Anteil der Makrofaunaatmung von 20 % an der Gesamtrespiration gefunden. Ein "Partitioning" in anderen Gemeinschaften des Flachwasser ergab im Mittel einen Makrofauna-Anteil von 45 % (ZEITZSCHEL et al, 1978). Anteile, wie sie für das Arenicola-Watt gefunden wurden, sind daher recht hoch, während die Anteile in den anderen Zonen größenordnungsmäßig mit Angaben in der Literatur übereinstimmen (BANSE et al, 1971; PAMATMAT u. BANSE, 1969; SMITH et al, 1972).

NICHOLS (1972) beobachtete, daß der in situ gemessene Sauerstoffverbrauch benthischer Gemeinschaften allein durch die Makrofauna bestritten wird, wenn tief im Sediment lebende, große Formen, wie

in seiner Untersuchung: Briaster und Molpadia, im Sediment leben. Auch das Arenicola-Watt hat durch das Vorkommen von Arenicola marina einen höheren Prozentsatz an tief im Sediment lebenden Individuen, als die anderen Wattgebiete. Nach Abzug der Respiration von Arenicola marina von der Gesamtrespiration würde die Makrofaunarespiration im Mittel um 25 % geringer werden und ihr Anteil an der Gesamtatmung nur noch 63 % betragen.

PAMATMAT (1975) fand keine signifikante Erhöhung des Gesamtsauerstoffverbrauchs der Sedimentoberfläche beim Vorkommen großer, tiefliebender, benthischer Organismen. Er schloß daher auf eine weitgehend anaerobe Lebensweise dieser Formen im in situ Experiment, während bei guter Sauerstoffversorgung im Laborversuch durch diese Formen beachtliche Raten erzielt werden. Zeitweise anaerobe Lebensweise von Arenicola marina ist bekannt (SCHOETTLER 1980). So soll Arenicola marina bereits bei Sauerstoff-Partialdrücken von wenigen Torr mit der anaeroben Energiefreisetzung beginnen (SCHOETTLER pers. Mtlg.). Es ist jedoch die Frage, ob so niedrige Sauerstoffwerte in den meist gut durchlüfteten Bauten des Wurmes auch während der Flut auftreten, wenn das freie Wasser Sauerstoffsättigungen von 150-200 % zeigt und der Wurm während dieser Zeit mehrere Liter Oberflächenwasser durch seinen Wohngang pumpt (BAUMFALK, 1979). Anaerobe Lebensweise von anderen Makrofaunaarten ist während der Ebbe von Muscheln bekannt. Bei der häufigsten Art der untersuchten Gemeinschaften, Hydrobia ulvae, wurde bisher keine Anaerobiose gefunden.

Ein weiterer Punkt, der zur Unterbewertung der Makrofauna im in situ-Experiment führen kann, ist, daß durch zu geringe Größe der Meßglocken die Gewinnung repräsentativer Anteile der Makrofauna erschwert wird. Diese Gefahr besteht besonders im Sublitoral, wo die Meßsysteme meist vom Schiff aus oder durch Taucher ausgesetzt werden. Tierbauten werden dann sehr viel leichter verschüttet und vom Atmungsgeschehen abgeschnitten, als auf trockenfallenden Wattflächen.

Für das Wattenmeer gibt es bisher keine genauen Angaben über die Größe und den Umfang der Gemeinschaftsatmung. Nach DE WILDE (1981) sollen erste Messungen im holländischen Wattenmeer einen Prozentsatz der Makrofaunaatmung von maximal 20-30 % an der Gesamtatmung ergeben. Für besonders wichtig wird die Rolle der Bakterien und der Mikro-, Meio- und kleinen Makrofauna gehalten, also des "small food web".

Die Unterschiede in der Höhe des gesamten Sauerstoffverbrauches der Gemeinschaft sind größer als die Unterschiede der Makrofaunaatmung der Gemeinschaften. Der Sauerstoffverbrauch ist am höchsten im Seegras-Watt, gefolgt von der Nereis-Corophium-Zone und am geringsten im Arenicola-Watt. Die Respiration des Seegras-Wattes wird durch den starken Makrophytenbewuchs geprägt. Im Mittel werden  $64 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  veratmet. Sauerstoffverbrauchswerte in dieser Größenordnung sind für Gebiete mit Makrophyten relativ gering. Das Zwergseegras zeigt jedoch nur in den Monaten von Juni bis Oktober reiche Blattentwicklung. In dieser Zeit liegt der Mittelwert der Respiration bei  $109 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$  und stimmt gut mit anderen Phytalgebieten überein (JANSSON & WULFF, 1977; ASMUS et al., 1980). Bell-jar-Experimente in Gezeitengebieten ohne Bewuchs von Makrophyten zeigen nach verschiedenen Literaturangaben (DUFT v. TEAL 1965; POMEROY 1959, 1960; TEAL v. KANWISHER, 1961; WIESER, 1961) einen Gesamtsauerstoffverbrauch von  $1-190 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Meist liegt der Verbrauch zwischen  $15 \text{ und } 50 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ . Ein mittlerer Sauerstoffverbrauch von  $23 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ , wie er im untersuchten Sandwatt auftritt und einer von  $59 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std.}^{-1}$ , wie er in der Nereis-Corophium-Zone gefunden wurde, zeigt damit gute Übereinstimmung.

Der Gesamtsauerstoffverbrauch erweist sich als stark temperaturabhängig (PAMATMAT 1968; CAREY, 1967).

Die Gemeinschaftsatmung wird im Arenicola-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone durch die Makrofaunaatmung und die Atmung des Mikrobenthos gebildet. Auffallend ist im Seegras-Watt und Arenicola-Watt der geringe Anteil an mikrobenthischer Atmung, zu der Algen, Bakterien, Meio- und Mikrofauna beitragen. In den

meisten der bereits genannten Untersuchungen in Gezeiten- gebieten beträgt dieser Anteil 50-90% an der Gemeinschaftsatmung. Diese Komponente wird in einigen Arbeiten durch die Atmung der Bakterien und Protozoen bestimmt. VAN ES (1982) hebt die besondere Rolle der Bakterienatmung im Gemeinschaftsstoff- wechsel des Gezeitenbereichs im Ems-Dollard-Ästuar hervor. Hinsichtlich der Meßtechnik (Messungen bei Niedrigwasser !) bestehen jedoch starke Unterschiede zur vorliegenden Unter- suchung, so daß die Ergebnisse nicht vergleichbar erscheinen. Gerade in Gezeitengebieten können auch mikrobenthische Algen den Hauptteil der Mikrobenthosatmung bestreiten (WIESER und KANWISHER, 1961 ; PAMATMAT, 1968). Die Mikro- und Meiofauna erhält demgegenüber mittlere Anteile an der Gemeinschaftsatmung von 10 bis 30 % (WIESER und KANWISHER 1961).

Im Untersuchungsgebiet konnte nur bei Temperaturen um 20 °C ein auffallend hoher Respirationswert durch die mikrobenthische Atmung gefunden werden, der bakteriell bedingt war (R.ASMUS, pers.Mittlg.) Im Winter waren hohe Respirationswerte im Mikrobenthos durch Algen bedingt, wie durch gleichzeitige Primärproduktions- messungen gezeigt wurde (R.ASMUS, 1982). Die Rolle der Mikro- und Meiofauna erscheint im Sauerstoffhaushalt nur gering, obwohl es sich bei dem Untersuchungsgebiet um ein Gebiet mit reicher Mikro- und Meiofaunabesiedlung handelt (REISE, 1981 a.b). In der Meiofauna sind vor allem Nematoden und Copepoden dominant. In den oberen 5 cm des Sedimentes im Arenicola-Watt kommen im Juli des Untersuchungsjahres durchschnittlich 875 000 Nematoden pro m<sup>2</sup> und 240 000 Copepoden pro m<sup>2</sup> vor (REISE, pers.Mittlg.).

Nimmt man für die Nematoden eine Respirationsrate von 1,5 ml O<sub>2</sub> g Naßgewicht<sup>-1</sup> und für die Harpacticiden 1,0 ml O<sub>2</sub> g Naßgewicht<sup>-1</sup> ( nach JANSSON und WULFF, 1977), dann beträgt die Nematoden- atmung 0,43 ml m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>, und die Copepodenatmung 0,30 ml m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>. Die Atmung der Mikro- und Meiofauna dürfte daher höchstens 1 ml O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup> während des wärmsten Monats ausmachen. In den kälteren Monaten dürfte sie noch geringer sein.

Werte in dieser Größenordnung sind aber, verglichen mit den Atmungswerten der anderen Komponenten, vernachlässigbar, auch

wenn man die Abundanz der Mikrofauna höher ansetzt, um einer höheren Abundanz infolge höherer Siedlungsdichte in den Makrofaunabauten Rechnung zu tragen (REISE 1981 a ).

### III. PRODUKTION UND RESPIRATION EINZELNER ARTEN DER MAKROFAUNA

Das somatische Wachstum von Hydrobia ulvae, wie es in dieser Arbeit beschrieben wird, ähnelt den Befunden von WOLFF und WOLF (1977) aus dem Grevelingen-Ästuar. Unterschiede zeigen sich jedoch im Verlauf des Wachstums während des Jahres. Während die Population im Grevelingen-Ästuar nach einem zunächst sehr steilen Anstieg des Wachstums im März/April einen gleichmäßigen Zuwachs in der Wachstumsphase von Mai bis November aufweist, zeigt die Königshafenpopulation nach dem anfänglich stärkeren Zuwachs einen flacheren Verlauf des Wachstums.

Die Gründe für den Wachstumsverlauf beider Populationen liegen in der Natur des parabolischen Wachstums dieser Art, wie der Verlauf der spezifischen Wachstumsrate zeigt. ( Direkte Vergleichsmöglichkeiten der Wachstumscharakteristika von Hydrobia ulvae stehen bisher in der Literatur noch aus). Die spezifische Wachstumsrate dieser Art ist im Arenicola-Watt und Seegras-Watt deutlich geringer als in der Nereis-Corophium-Zone, was durch günstigere Nahrungsbedingungen in dieser Zone bedingt ist, da die Art hier in geringerer Dichte vorkommt.

Verglichen mit anderen Gebieten ist die Abundanz von Hydrobia ulvae in dieser Untersuchung sehr hoch. Sie übersteigt mit im Mittel 90 000 Individuen pro m<sup>2</sup> die Maximalwerte, die für das Grevelingen-Ästuar angegeben werden (34 000, WOLFF v DE WOLF 1977). Auch aus dem holländischen Wattenmeergebieten werden Bestandszahlen in dieser Größenordnung beobachtet (DE WILDE, 1981).

Bei Hydrobia handelt es sich um eine Art, deren Bedeutung bei Makrofaunauntersuchungen unterschätzt wird, wenn die Makrofauna durch 1 mm Siebfänge gewonnen wird. Ein Großteil der Population der Art geht dabei verloren (BEUKEMA, 1981; WOLFF v DE WOLF, 1977). Daher dürften in vielen Gebieten die Bestandszahlen um die Hälfte bis zwei Drittel höher sein als angegeben.

Günstige Nahrungsbedingungen ermöglichen den raschen Gewichts-

anstieg zu Beginn der Wachstumssaison. R.ASMUS fand einen Rückgang des im Winter aufgebauten Bestandes und die Primärproduktion der benthischen Diatomeen im März/April, zur Zeit des raschen Wachstums von *Hydrobia*.

FENCHEL (1974) stellte die Wechselwirkungen zwischen Bestand an Diatomeen und Wachstum und Anzahl von *Hydrobia ventrosa* im Laborversuch dar. Bei einer Anzahl von umgerechnet 1300 Individuen pro  $m^2$  entfalten sich größere Diatomeen gut. Bei größerer Dichte der Schnecken sank die Biomasse der großen benthischen Diatomeen (über  $20 \mu$ ) rapide ab. Diese Dezimierung der Nahrungsquellen hat ein vermindertes Wachstum zur Folge. Bis zu einer Dichte von 1300 Schnecken  $m^{-2}$  erreicht ihr Wachstum 40 % in 43 Tagen, wird die Dichte nur geringfügig höher, sinkt das Wachstum auf nur 10 % Gewichtszunahme in 43 Tagen.

Setzt man nun statt steigender Populationsdichte von *Hydrobia ulvae* in Fenchels Experiment steigende Freßaktivität ein, würde man genau das Bild des Rückganges der Diatomeen erhalten, wie es im Freiland im zeitigen Frühjahr beobachtet werden kann. Darüber hinaus hatte die Population im Königshafen eine sehr viel höhere Dichte als in Fenchels Experimenten.

*Hydrobia ulvae* ist eine sehr kleine Art und die Produktion wächst daher mit der numerischen Dichte. Über die Populationsdynamik, Vermehrungs- und Sterberate liegt in der Literatur kein Vergleichsmaterial vor.

Kurzzeitschwankungen der Populationsdichte und gezeitenabhängige Migrationen sind beschrieben (NEWELL, 1968). Diese beeinflussen jedoch nicht die Bestimmung der Populationsdichte, wenn der Bestand immer zu einem festen Zeitpunkt während der Gezeitenperiodik erfaßt wird. Außerdem wurde die gezeiten-abhängige Wanderung von BARNES (1981) als falsch zurückgewiesen.

Die Produktion ist wegen der oben angedeuteten Unterschätzung der Populationsdichte in vielen Arbeiten geringer angegeben als die Produktionswerte in dieser Arbeit.

Nach WOLFF et al (1977) liegen die P/B-Werte der Art in ähnlicher Größenordnung wie die P/B-Werte der Königshafenpopulation. Nach MANN (1976) zeigen große, langlebige Arten P/B-Werte unter 1, während kleinere, kurzlebige Arten P/B-Verhältnisse in der Größenordnung von 10 besitzen. Daraus ergibt sich als globaler Richtwert für das P/B-Verhältnis makrobenthischer Invertebraten ungefähr ein Wert von 2. Diese P/B-Untersuchungen stützen sich im wesentlichen auf die Untersuchungen von SANDERS (1956), WATERS (1969), ZAIKA (1972) und BURKE und MANN (1974), nach denen die P/B-Verhältnisse umgekehrt proportional zur Lebensdauer wirbelloser Organismen sind.

BANSE und MOSHER (1980) korrelieren die P/B-Werte verschiedener Invertebratenpopulationen mit dem Individualgewicht nach der Geschlechtsreife bzw. nach dem ersten Ablaichen. Dies führt bei vielen Wattarten zu Schwierigkeiten, da besonders viele Muschelarten bereits im ersten Jahr laichreif sind bei noch sehr geringen Individualgewichten. Die Laichproduktion steigt jedoch mit zunehmendem Individualgewicht an, und kann ein erfolgreiches Fortpflanzen erst ab einer bestimmten Mindestgröße (-alter) gewährleisten.

Würde man die Individuengröße bei der Geschlechtsreife als Basis wählen, um P/B-Verhältnisse zu berechnen, würden diese für solche jungen Tiere sehr hoch werden. Bezogen auf Hydrobia ulvae würde nach diesem Konzept das P/B-Verhältnis wegen der geringen Körpergröße dieser Art bis zu 10 erreichen. Folgt man der Theorie von ZAIKA (1972), nach der bei Mollusken Alter und P/B-Wert miteinander korreliert sind, dann würde sich für Hydrobia ulvae mit einem Alter von rund zwei Jahren, ein P/B-Wert von 2 ergeben.

Ein hoher P/B-Wert kann unter Freilandbedingungen nur erreicht werden, wenn die Art gleichzeitig in geringer Dichte vorkommt, so daß eine Wachstumshemmung durch Nahrungsmangel infolge von intraspezifischer Konkurrenz, wie sie FENCHEL beschreibt, nicht auftritt.

Im vorliegenden Biotop ist Hydrobia ulvae wichtigster Sekundärproduzent in allen drei Gemeinschaften. Wachstumsunterschiede



sind zwischen den drei Gemeinschaften nachweisbar und sind durch die Unterschiede im Nahrungsangebot bedingt. Der P/B-Wert von Hydrobia ist im Seegras-Watt am höchsten, da hier zur Zeit des Produktionsmaximums der Art der Anteil an juvenilen Individuen am höchsten ist und außerdem das Nahrungsminimum im Sommer durch das Vorhandensein von Epiphyten überbrückt wird, so daß während dieser Zeit noch günstige Möglichkeiten zur Produktion gegeben sind. Im Arenicola-Watt ist der P/B-Wert geringer, da hier das Sommerminimum an benthischen Diatomeen durch keine alternative Nahrungsquelle ausgeglichen wird. Außerdem ist der Wegfraß von den unbewachsenen Flächen durch räuberische Tiere stärker als von den bewachsenen Flächen des Seegras-Wattes (Raumwiderstand) (REISE, 1978), so daß sich im Seegras-Watt ein individuenreicherer und somit produktiverer Bestand im Sommer halten kann.

Im Nereis-Corophium-Watt müssen dagegen andere als Nahrungsgründe für den geringen P/B-Wert verantwortlich gemacht werden. Wahrscheinlich wirken hier die geringen Bedeckungszeiten bereits begrenzend auf die Sekundärproduktion ein.

Das individuelle Wachstum von Macoma balthica stimmt dem Verlauf nach gut mit den Ergebnissen aus niederländischen Gezeitengebieten überein (LAMMENS, BEUKEMA, 1977; WOLFF vDE WOLF, 1977).

Im Königshafen zeigten die Tiere der I-Gruppe das stärkste Wachstum in den 3 Gemeinschaften. Im holländischen Wattenmeer wird dagegen die Produktion dieser Art zur Hauptsache von den 2-3 jährigen Tiere übernommen (BEUKEMA, 1977). Das individuelle Wachstum von Macoma ist im Arenicola-Watt verhältnismäßig hoch, während das im Seegras-Watt und der Nereis-Corophium-Zone nur einen Bruchteil dieser Produktion darstellt.

BEUKEMA (1977) berichtet, daß das Wachstum von Macoma von geringen Werten nahe der Küstenlinie bis zu einer Entfernung von 2-4 km vor der Küste zunimmt und dort ein Maximum erreicht. In den Wattgebieten, die größere Entfernung zur Küstenlinie zeigen, tritt keine weitere Steigerung der Wachstumsrate auf. Eine mögliche Limitierung der Ernährung in dem Gebiet, in dem die optimalen

Wachstumsraten gefunden werden, ist offensichtlich nicht stark genug, um die Wachstumsraten auf ein solches Niveau abzusinken, wie in den Gebieten, wo ein geringes Nahrungsangebot herrscht (küstenfern) oder kürzere Perioden zur Nahrungsaufnahme vorhanden sind (küstennah). Auch im Seegras-Watt oder der Nereis-Corophium-Zone könnte letzteres für die geringe Produktion verantwortlich sein.

Die P/B-Werte im Seegras-Watt und in der Nereis-Corophium-Zone stimmen mit den Werten von WOLFF und DE WOLF (1977) und WARWICK v PRICE (1975) überein. Der auffallend hohe Wert im Arenicola-Watt liegt jedoch an der guten Wachstumsrate der I-Gruppe im Frühjahr verbunden mit einer Zunahme der numerischen Dichte dieser Gruppe zu dieser Zeit. BEUKEMA (1977) berichtet von Migrationen von Jungmuscheln vom oberen Gezeitenbereich in den unteren Gezeitenbereich. In dieser Untersuchung wurde nur der Zuwachs in der behandelten Gemeinschaft selbst, nicht der Zuwachs durch die Zunahme der Individuen durch Migration als Produktion berechnet. Es zeigt sich jedoch trotzdem eine echte Produktionserhöhung durch einen solchen Migrationseffekt, die recht beachtlich ist.

Laborversuche zum individuellen Wachstum von Arenicola marina zeigen die Fähigkeit der Art, bei gutem Nahrungsangebot relativ unabhängig von der Temperatur ein schnelles, weitgehend lineares Wachstum zu erzielen (DE WILDE v BERGHUIS 1979). Ein Wachstum von Arenicola marina unter Feldbedingungen wurde nur während des Frühjahrs und Sommers beobachtet (NEWELL 1948, SMIDT 1951, POLLACK 1979, BEUKEMA v DE VLAS 1979). WOLFF und DE WOLF (1977) vermuten, daß das Wachstum sich im Winter zwar fortsetzt, jedoch verlangsamt ist.

Das Wachstum von Arenicola ist in dieser Untersuchung geringer als das von DE WILDE (1979) an Labortieren gemessene. Die Tiere zeigen auch ein etwas geringeres Wachstum als die Freilandpopulationen aus den holländischen Wattgebieten (BEUKEMA 1977), die sich auf Individuen mit größeren Ausgangsgewichten beziehen. Ähnliche Änderungen des Individualgewichtes wie in dieser Untersuchung werden auch von WOLFF und DE WOLF (1977) beschrieben.

Saisonale Schwankungen der numerischen Dichte des Wattwurms werden aus anderen Gebieten nicht berichtet. BEUKEMA (1979) beschreibt die Populationen des Wattwurmes als sehr stabil und ein Massensterben nach der Laichabgabe wurde in den holländischen Gewässern nie beobachtet (BEUKEMA 1979). Eine plötzliche Abnahme der Individuenzahl nach dem Abbläichen um 40%, wie sie NEWELL (1948) beschreibt soll nach BEUKEMA daher auf die Zählmethodik NEWELLs zurückzuführen sein. Die Minimumwerte der Individuenzahl in unserem Gebiet während des Abbläichtermins im August September und während des Sommers kann auch mit stärkerer Patchinessbildung der Würmer zu dieser Zeit zusammenhängen, da Flächenzählungen im Mittel recht hohe Werte mit jedoch breitem Schwankungsbereich erbrachten. Besonders auffallend ist der Effekt im Seegras-Watt, wo im Sommer der Wurm dichtbewachsene Flächen von mehreren  $\text{m}^{-2}$  Ausdehnung ganz verläßt. Die von WOLFF et al (1977) und BEUKEMA (1979) beobachtete Winterwanderung der Würmer ist von WERNER (1954) auch für den Königshafen nachgewiesen. Vor allem im Spätwinter bis Frühjahr ist eine Erhöhung der Abundanz der Tiere zu beobachten, die im Sommer jedoch nicht erhalten bleibt.

Nach BEUKEMA ist die Produktion des Wattwurmes in einer stabilen Population geringer als die jährliche Biomasse. Für die somatische Produktion gibt BEUKEMA einen P/B-Wert von 0.7 an. Die Produktion bezieht sich jedoch nur auf den Verlust an Biomasse durch den Wegfraß durch Plattfische (KUIPERS 1981) ! WOLFF und DE WOLF (1977), sowie POLLACK (1979) geben höhere Werte zwischen 0.72 und 1,50 an. Gemessen an diesen Werten ist das P/B-Verhältnis in unserem Gebiet sehr hoch (Arenicola-Watt: 2.4, Seegras-Watt: 1.8). Wesentlich dabei ist, daß die Arenicola-population stärkere Fluktuationen der Populationsdichte aufweist. Besonders während der Frühjahrsmonate wird durch die erhöhte Individuenzahl auch der älteren Tiere ein Großteil der Produktion bestritten. Im Jahresdurchschnitt ist die Populationsdichte mit 28 Individuen  $\text{m}^{-2}$  höher als in den von BEUKEMA untersuchten Gebieten. Die Biomasse liegt dagegen in vergleichbarer Größenordnung ( $5,31 \text{ g m}^{-2}$ ). Es handelt sich bei der vorliegenden Population also weitgehend um kleinere Individuen.

Nach REISE (1981) ist die Populationsdichte von Arenicola marina im Königshafen im langfristigen Mittel gleichbleibend. Auch die Verteilung der Würmer ist nicht fleckenhaft. Dennoch können die von ihm für Jungwürmer beschriebenen Wanderungen zwischen den einzelnen Habitaten sicher zu kurzfristigen Bestandsschwankungen innerhalb eines Habitats führen. Es wäre möglich, daß nicht nur für Jungtiere der untere Gezeitenbereich ein Winterrefugium darstellt, sondern auch ältere Tiere von hier aus im Frühjahr in die oberen Wattgebiete zurückwandern.

L I T E R A T U R

- ASMUS, R., 1982. Field measurements on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the Northern Wadden Sea. - *Neth.J.Sea Res.* 16: 389-402.
- ASMUS, H., H. THEEDE, H.-G. NEUHOF, v W. SCHRAMM 1980. The role of epibenthic macrofauna in the oxygen budget of *Zostera* communities from the Baltic sea. - *Ophelia*, Suppl. 1 : 99-111.
- BANSE, K. v MOSHER, S., 1980. Adult body mass and annual production biomass relationships of field populations. - *Ecol.Monographs.* 50 (3) : 355 - 379.
- BANSE, K., F.H. NICHOLS v D.R. MAY, 1971. Oxygen consumption by the seabed III. On the role of the macrofauna at three stations. - *Vie Milieu Suppl.* 22 : 31-52.
- BAUMFALK, Y.A., 1979. On the pumping activity of *Arenicola marina*. - *Neth.J. Sea Res.* 13 (3/4) : 422 - 427.
- BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. - *Neth. J. Sea Res.* 10 (2): 236-261.
1981. Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. In : N. DANKERS, H. KÜHL v W.J. WOLFF. *Invertebrates of the Wadden Sea*. - Balkema, Rotterdam : 134-142.
- BEUKEMA, J.J., G.C. CADEE v J.J.M. JANSEN, 1977. Variability of growth rate of *Nacoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to the availability of food. In : *Biology benthic organisms*. B.F. KEEGAN, P.O. CEIDICH und P.J.S. BOADEN (ed). - Pergamon Press : 69- 77.
- BEUKEMA, J.J. v VLAS, J. DE, 1979. Population parameters of the lugworm, *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *Neth.J.Sea Res.* 13 (3/4) : 331-353.
- BOYDEN, C.R., 1972. The behaviour, survival and respiration of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* in air. - *J.mar.biol. Ass. U.K.* 52 : 661 - 680.
- BULHEIM, H.-P., 1972. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie euryhaliner Gammariden unter Berücksichtigung der Salzgehaltsanpassung. - *Helgoländer wiss.Meeresunters.* 23: 485-534.
- BURKE, M.C. v K.H. MANN, 1974. Productivity and production : biomass ratio of bivalve and gastropod populations in an eastern Canadian estuary. - *J.Fish.Res.Board.Can.* 31 : 161- 177.

- CADEE, G.C. v J. HEGEMAN, 1974 a. Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. - *Neth.J.Sea Res.* 8 (2): 240-259.
- , 1974 b. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *Neth.J.Sea Res.* 8 (2) : 260-291.
- CAREY, A.G.J., 1967. Energetics of the benthos of Long Island Sound. I. Oxygen utilization of sediment. - *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 19 : 136- 144.
- CASPERS, H., 1948. Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe-Ästuar. - *Verh. Deutsch.Zoologen, Kiel.*
- DALE, N.G., 1974. Bacteria in intertidal sediments : Factors related to their distribution. - *Limnol.Oceanogr.* 19 (3) : 509-518.
- DRIES, R.; L. ESCHWEILER v H. THEEDE, 1978. An improved equipment for continuous measurement of respiration of marine invertebrates . - *Kieler Meeresforsch., Sonderheft 4* : 310-316.
- DUFF, S. v J.M. TEAL, 1965. Temperature change and gas exchange in Nova Scotia and Georgia salt-marsh muds. - *Limnol.Oceanogr.* 10:67-73.
- ES, F.B.VAN, 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. - *Mar.Biol.* 66 (1): 95-108.
- FENCHEL, T., 1972. Aspects of the decomposer food chains in marine benthos. - *Sond.Verh.Deutsch.Zool.Ges.* 65 : 14-22.
- FENCHEL, T.; L.H.KOFOED v A.LAPPALAINEN, 1975. Particle size -selection of two deposit feeders : the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. - *Mar.Biol.* 30 : 119-128.
- FENCHEL, T. v L.H.KOFOED, 1976. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (*Hydrobiidae*) . - *Oikos*, 27 : 367-376.
- GUST, G. 1977. Turbulence and waves inside flexible wall systems designed for biological studies. - *Mar.Biol.* 42 : 47-53.
- HAGMEIER, A., v R.KÄNDLER, 1927. Neue Untersuchungen im Nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 16:1-90.
- HALLBERG, R.O., L.E. BAGANDER, A.G., ENGVALL v F.A. SCHIPPEL, 1972. Method for studying geochemistry of sediment-water interface . - *Ambio*, 1 (2) : 71-72.
- HARGRAVE, B.T., 1972. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. - *Limnol.Oceanogr.* 17 (4) : 583-596.

- HARGRAVE, B.T., 1969. Similarity of oxygen uptake by benthic communities. - *Limnol.Oceanogr.* 14 : 801-805.
- HARGRAVE, B.T., 1971. An energy budget for a deposit-feeding amphipod. - *Limnol.Oceanogr.* 16 : 99-103.
- HARLEY, M.B., 1950. The occurrence of a filter-feeding mechanism in the polychaete *Nereis diversicolor*. - *Nature* 165: 734.
- HEALD, E.J., 1969. The production of organic detritus in a south Florida estuary. Dissertation, University of Miami. 110 pp.
- HEALD, E.J. v W.E. ODUM, 1970. The contribution of mangrove swamps to Florida fisheries. - *Proc.Gulf and Caribb.Fish.Inst.* 22: 130-135.
- HEMMINGSSEN, A.M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. - *Rep.Steno.Mem. Hosp.Copenh.* 9 : 7-110.
- HUGHES, R.N., 1970. An energy budget for a tidal flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (DA COSTA). - *J.An.Ecol.* 39: 357-370.
- JANSSON, B.O. v WULFF, F., 1977. Ecosystem analysis of a shallow sound in the northern Baltic - a joint study by the Askö group. - *Contr.Askö Lab.* 18 : 1- 160.
- JENSEN, K. v H.R. SIEGISMUND, 1980. The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia* -species. Proceedings of the 6 th Symposium of the Baltic Marine Biologists. - *Ophelia, Suppl.* 1 : 193-199.
- JONGE, V.N. DE, POSTMA, H., 1974. Phosphorus compounds in the Dutch Wadden Sea. - *Neth.J.Sea Res.* 8 : 139-153.
- KOEHN, H., 1963. Sylt. Gruyter, Hamburg: 1- 143.
- KOFOED, L.H., 1975. The feeding biology of *Hydrobia ventrosa* Mont. II. Allocation of the components of the carbon budget and the significance of the secretion of dissolved organic material. - *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 19 : 243-256.
- KÖNIG, D., 1943. Vergleichende Bestandsaufnahme an bodenwohnenden Watt-Tieren im Gebiet des Sicherungsdammes vor dem Friedrichskoog (Süderdithmarschen) in den Jahren 1935 bis 1939. - *Westküste*,
- KUENZLER, E.J., 1961. Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. - *Limnol.Oceanogr.* 6 : 191-204.
- KUIPERS, B.R., P.A.W.J. DE WILDE, v F. CREUTZBERG, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. - *Mar.Ecol.Progr. Ser.* 5 : 215-221.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). - *Neth.J.Sea Res.* 3 : 316-382.

- LINKE, O., 1939. Die Biota des Jadebusenwattes. - Helgoländer wiss. Meeresunters. 1 : 201-348.
- MANN, K.H., 1965. Energy transformations by a population of fish in river Thames. - J. Anim. Ecol. 34 : 253-275.
- MANN, K.H., 1976. Production on the bottom of the sea. X. In. CUSHING, D.H. and WALSH, J.J., (ed), Blackwell scientific publications, Oxford, London Edingburg Melbourne : 225 - 250.
- MATHIAS, J.A., 1971. Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyalella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Manon Laake, British Columbia. - J. Fish. Res. Bd. Canada 28: 711-726.
- MILLER, R.J. v K.H. MANN, 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. III Energy transformations by sea urchins. - Mar. Biol. 18 : 99-114.
- MONTAGUE, C.L., 1980. The net influence of the mud fiddler crab. *Uca pugnax*, on carbon flow through a Georgia salt marsh : the importance of work by macroorganisms to the metabolism of ecosystem. - Ph.D. Thesis, Univ. Georgia, Athens.
- NEWELL, G.E., 1948. A contribution to our knowledge of the life history of *Arenicola marina* L. - J. mar. biol. Ass. U.K. 27 : 554-580.
- NEWELL, R.C., 1979. (ed). Biology of intertidal animals. - Mar. Ecol. Surveys LTD. Faversham, Kent. 781 pp.
- NICHOLS, F.H., 1972. A carbon and energy budget for the numerically dominant macroinvertebrate *Pectinaria californiensis* Hartmann, in Puget Sound, Washington with reference to the larger, rarer coexisting species. Ph.D. Thesis, Univ. Wash. Seattle. 164 pp.
- ODUM, W.E., 1968. The ecological significance of fine particle selection by striped mullet, *Mugil cephalus*. - Limnol. Oceanogr. 13 : 92-98.
- ODUM, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. - Science 164 : 262-270.
- ODUM, E.P., v A.A. DE LA CRUZ, 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh - estuarine ecosystem. In Estuaries. G.H. LAUFF (Ed), Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. 83 Washington, pp 383-388.
- ODUM, E.P., v A.E. SMALLEY, 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. - Nat. Acad. U.S.A. 45 : 617-622.
- PAINE, R.T., 1971. Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod *Tegula funebris*. - Limnol. Oceanogr. 16 : 86-98.



- WILDE, P.A.W.J.DE, 1980. Dynamics and metabolism of the benthos of the Wadden Sea. - *Hydrobiol.Bull.* 14 : 216-218.
- WINBERG, G.C. (Ed.), 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. - Academic Press, London and New York. 175 pp.
- WOHLENBERG, E., 1937. Die Wattenmeergemeinschaften im Königshafen von Sylt. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1 : 1-92.
- WOLFF, W.J. v L.DE WOLF, 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, the Netherlands. - *Estuar.coast. mar. Sci.* 5 : 1-24.
- ZAICA, V.E., 1972. Specific production of aquatic invertebrates. - Naukova Dumka Publishers, Kiev. 147 pp (In Russian).
- ZEITZSCHEL, B., 1965. The sedimentation of seston: an investigation of the biological content of sinking material and sediments in the western and middle Baltic. - *Kiel. Meeresforsch.* 21: 55-80.
- ZEITZSCHEL, B. v J.M. DAVIES, 1978. Benthic growth chambers. - *Rapp. Proc.Verb.Reun.Cons.Int.Explor.Mer, Joint Oceanogr.Ass.Edinburgh*: 13-24.9.76. 173: 31-42.
- ZEUTHEN, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. - *Quart.Rev.Biol.* 28 : 1-12.

- PAMATMAT, M.M., 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sand flat. - *Int.Rev.ges Hydrobiol.* 53: 211-298.
- PAMATMAT, M.M., 1971. Oxygen consumption by the sea be. VI seasonal cycle of chemical oxidation and respiration in Puget Sound. - *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 56 : 769-793.
- PAMATMAT, M.M., 1975. In situ metabolism of benthic Communities. - *Cah.Biol.Mar.* 16 : 613-633.
- PAMATMAT, M.M., 1977. Benthic community metabolism: A review and assessment of present status and outlook. In : B.C. Coull (ed.) *Ecology of marine benthos*, Univ. South Carolina Press.
- PAMATMAT, M.M. und D.FENION, 1968. An instrument for measuring subtidal benthic metabolism in situ. - *Limnol.Oceanogr.* 13: 537-540.
- PAMATMAT, M.M., v K.BANSE, 1969. Oxygen consumption by the seabed II. In situ measurements to a depth of 180 m. *Limnol.Oceanogr.* 14:250-259.
- PARIS, O.H., v F.A.PITELKA, 1962. Population of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. - *Ecology* 43 : 229-248.
- PIELOU, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. - *J. Theoret.Biol.* 13 : 131-144.
- PETERSEN, C.G.J., 1918. Valuation of the sea II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. - *Rep.Dan.biol.Stn.* 21 : 1-44.
- POMEROY, L.R., 1959. Algal productivity in salt marsh of Georgia. - *Limnol.Oceanogr.* 4 : 386-397.
1960. Primary productivity of Boca Ciega Bay Florida. - *Bull. Mar. Sci.Gulf Caribb.* 10 : 1-10.
- POMEROY, L.R. v R.G.WIEGERT, (ed), 1981. The ecology of a salt marsh. - Springer-Verlag New York.
- RAYMONT, J.E.G., 1963(ed.). *Plankton and productivity in the oceans.* - Pergamon press, Oxford, New York, Toronto.
- REISE, K., 1976. Feinddruck auf die Wattfauna der Nordsee. - Dissertation, Georg-August-Universität, Göttingen.
- REISE, K., 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 31 : 55-101.
- REISE, K., 1981 a. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 34 : 413-425.

- REISE, R., 1981 b. Ökologische Experimente zur Dynamik und Vielfalt der Bodenfauna in den Nordseewatten. - Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1981. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart . 1-15.
- RILEY, G.A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IX Production and utilization of organic matter. - Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 15 : 324-343.
- SACHS, L., 1969. Statistische Auswertungsmethoden. - Springer Berlin.
- SANDERS, H.L., 1956. Oceanography of Long Island Sound. 1952-54. X. The biology of marine communities. - Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 15 : 345-414.
- SCHOETTLER, U., 1980. Der Energiestoffwechsel bei biotopbedingter Anaerobiose: Untersuchungen an Anneliden . - Verh. Detsch. Zool. Ges. 1980, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 228-240.
- SCHRAMM, W. v V. MARTENS, 1976. Ein Messsystem für in situ Untersuchungen zum Stoff- und Energieumsatz in Benthosgemeinschaften . - Kieler Meeresforsch., Sonderheft 3 : 1-6.
- SHANHOLTZER, S.F., 1973. Energy flow, food habits and population dynamics of *Uca pugnax* in a salt marsh system. - Ph.D. Thesis Univ. Georgia, Athens.
- STEPHENS, K., R.H. SHELDON v T.R. PARSONS, 1967. Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. - Ecol. 48 (5) : 852-855.
- SHANNON, C.E. v W. WEAVER, 1963. The mathematical theory of communication. - University of Illionois Press, Urbana (117 S.)
- SIMPSON, E.A., 1949. Measurement of diversity . - Nature 163 : 688.
- SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Danish Wadden Sea - Meddr. Komm. Danm. Fisk. - og Havunders, Serie Fiskeri 11 (6): 1-151.
- SMITH, R.C.JR., K.A. BURNS v J.M. TEAL, 1972. In situ respiration of benthic communities in Castle Harbour, Bermuda . - Mar. Biol. 12: 196-199.
- SMITH, K.L., 1974. Oxygen demands of San Diego Trough sediments : an in situ study. - Limnol. Oceanogr. 19 : 939-944.
- SMITH, K.L. JR v J.M. TEAL, 1973. Deep-sea benthic community respiration : an in situ study, at 1850 meters . - Science, 179: 282-283.
- SMITH, K.L. JR. v R.R. MESSLER, 1974. Respiration of benthos-pelagic fishes : in situ measurements at 1230 m depth. - Science 18: 72-73.
- SMITH, K.K.JR., J.T. ROWE v C.H. CLIFFORD, 1974. Sediment oxygen demand in an outwelling and upwelling area. - Tethys 6 : (1-2): 223-230.

- SØRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. - K.Danske Vidensk. Selsk. 5 : 1-34.
- STEELE, J.H., 1976 (ed). The structure of marine ecosystems. - Harvard University Press Cambridge, Massachusetts.
- STEELE, J.H. v I.E. BAIRD, 1972. Sedimentation of organic matter in a Scottish sea loch. - Mem.Ist.Ital. Idrobiol. 29 (Suppl.): 73-88.
- TAGUCHI, S. v K.NAKAJIMA, 1971. Plankton and seston in the sea surface of three inlets of Japan. - Bull.Plankton Soc. Japan 18: 20-36.
- TEAL, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. - Ecol. 43 : 614-624.
- TEAL, J.M. v K.KAN WISHER, 1961. Gas exchange in a Georgia salt marsh. - Limnol.Oceanogr. 6 : 389-399.
- THAMDRUP, H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. - Medd.Komm.Dan.Fisk.Havund.Ser.Fiskeri . 10 (2): 1- 125.
- WARWICK, R.M. v R.PRICE, 1975. Makrofauna production in an estuarine mudflat. - J.mar.biol.Ass.U.K. 55 : 1-18.
- WATERS, T.F., 1969. The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. - Am.Nat. 103 : 173-185.
- WEBSTER, T.J.M., M.PARANJAPE v K.H. MANN, 1975. Sedimentation of organic matter in St.Margret's Bay. Nova Scotia. - J.Fish.Res. Bd.Canada 32 : 1399-1407.
- WELSH, B., 1975. The role of grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in a tidal marsh ecosystem. - Ecol. 56 : 513-530.
- WERNER, B. 1956. Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* (Polychaeta, Sedentaria). - Helgoländer wiss.Meeresunters. 5 : 353-378.
- WETZEL, R.L., 1975. An experimental study of detrital carbon utilization in a Georgia salt marsh. - Ph.D.Thesis, Univ.Georgia, Athens.
- WETZEL, R.L., 1976. Carbon resources of a benthic salt marsh invertebrate, *Nassarius obsoletus* Say ( Mollusca: Nassariidae) . - Estuarine Processes. New York : Academic Press. Vol.2: 293-308.
- WIESER, W. v J.KANWISHER, 1961. Zoological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. - Limnol.Oceanogr. 6 : 262-270.
- WILDE, P.A.W.J. DE v E.M.BERGHUIS, 1979. Laboratory experiments on growth of juvenile lugworms *Arenicola marina*. - Neth.J Sea.Res. 13 (3/4): 487-502.

- WILDE, P.A.W.J.DE, 1980. Dynamics and metabolism of the benthos of the Wadden Sea. - *Hydrobiol.Bull.* 14 : 216-218.
- WINBERG, G.C. (Ed.), 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. - Academic Press, London and New York. 175 pp.
- WOHLENBERG, E., 1937. Die Wattenmeergemeinschaften im Königshafen von Sylt. - *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1 : 1-92.
- WOLFF, W.J. v L.DE WOLF, 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, the Netherlands. - *Estuar.coast. mar. Sci.* 5 : 1-24.
- ZAICA, V.E., 1972. Specific production of aquatic invertebrates. - Naukova Dumka Publishers, Kiev. 147 pp (In Russian).
- ZEITZSCHEL, B., 1965. The sedimentation of seston: an investigation of the biological content of sinking material and sediments in the western and middle Baltic. - *Kiel. Meeresforsch.* 21: 55-80.
- ZEITZSCHEL, B. v J.M. DAVIES, 1978. Benthic growth chambers. - *Rapp. Proc.Verb.Reun.Cons.Int.Explor.Mer, Joint Oceanogr.Ass.Edinburgh*: 13-24.9.76. 173: 31-42.
- ZEUTHEN, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. - *Quart.Rev.Biol.* 28 : 1-12.